ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 88

11

НОЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2003

УДК 58.002 : 581.331.2

© Н. И. Габараева

РАЗВИТИЕ ЭКЗИНЫ. I. МОДЕЛИ СУБСТРУКТУРЫ ЭКЗИНЫ

N. I. GABARAYEVA. THE DEVELOPMENT OF EXINE. I. MODELS OF THE EXINE SUBSTRUCTURE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 14.03.2003

Проанализированы модели субструктуры экзины, представленные разными авторами. Все эти модели имеют много общего, однако наши данные и результаты исследований некоторых авторов свидетельствуют о том, что наиболее приближенной к реальности является модель, предложенная J. Rowley.

Ключевые слова: экзина, субструктура, экспериментальная деградация экзины, модели субструктуры.

Изучение субструктуры экзины началось после того, как стало ясно, что спорополленин является не единственным главным компонентом экзины, но тем аморфным биополимером, в который погружена другая, тонко структурированная ее часть (Rowley, 1973, 1975). Субструктура экзины есть, по сути, ее неспорополлениновая часть, являющаяся в ходе развития микроспор основой для отложения спорополленина. Так как субструктура предшествует появлению структуры, очень важно разобраться в ее деталях.

С середины 1970-х годов на фоне нарастающей волны электронно-микроскопических исследований структуры экзины начинается новая серия работ, не столь многочисленных, но весьма значимых, направленных на выяснение субструктуры экзины. В этих работах основное внимание фокусируется уже не на микрометровом диапазоне экзиновых слоев (1 мкм = 10^{-6}м), а на нанометровом диапазоне составляющих ее элементов (1 нм = 10^{-9} м), приближающемся к разрешающей способности электронного микроскопа. Естественно, что при таких масштабах наблюдения объекта на место абсолютной четкости восприятия и однозначности трактовки увиденного приходит понятие возможно наблюдаемого, а в его трактовке значительное место занимает пространственное воображение (которое, впрочем, необходимо и в работе на структурном уровне). Вследствие этого в литературе появляется несколько моделей субструктуры экзины — моделей в том смысле, что не все детали и не все элементы субструктуры можно наблюдать одновременно и в явном виде, но часто на разных образцах материала или в косвенном виде, требующем интерпретации. Для выявления субструктуры зрелой экзины часто применяются методы, способствующие частичному разрушению ее структуры. Эти деградационные методы направлены, как правило, на химическое (оксидативное) или физическое разрушение спорополлениновой части экзины. С другой стороны, у некоторых растений (например, у *Nuphar* — Abadie et al., 1986—1987) субструктура хорошо видна в процессе развития экзины при общепринятых электронно-микроскопических фиксациях, без применения каких-либо специальных методов.

Данная статья посвящена субструктуре экзины.

Понятия и термины

Автор термина «гликокаликс» (буквально — сахарная скорлупа — Bennett, 1969) понимает под ним покров плазмалеммы клетки, состоящий главным образом из сахаров, связанных с веществами разных классов, такими как аминокислоты, липиды, лигнины, белки, различные полимеры. Гликокаликс присущ как растительным, так и животным клеткам, является неотъемлемой структурной и функциональной частью плазмалеммы и составляет с ней единое целое — гликолемму. Неспорополлениновые молекулы, погруженные в спорополлениновый матрикс спор и пыльцевых зерен, некоторые авторы (Rowley et al., 1981) рассматривают как единицы гликокаликса, при этом последние функционируют как рецепторы спорополленина. Таким образом, экзину можно определить как «проспорополлениненный гликокаликс» (Rowley, Dahl, 1977: с. 240). Важно подчеркнуть, что гликокаликс, еще не защищенный спорополленином (ранняя тетрадная стадия), является легко растворимым и при фиксации должен быть стабилизирован (например, добавлением в фиксирующие смеси алцианового синего или рутения красного на этой стадии для того, чтобы предотвратить его вымывание в водных растворах фиксатора (Rowley et al., 1981). Игнорирование этого факта часто приводит к тому, что при фиксации материала на ранних тетрадных стадиях гликокаликс спор / микроспор вымывается частично или полностью, плохо сохраняясь или вовсе не обнаруживая себя на ультратонких срезах. Единицы гликокаликса внутри экзины не только погружены в спорополленин, но, очевидно, химически связаны со спорополлениновым матриксом таким образом, что их пространственное смещение ограничено. Будучи крайне уязвимыми до начала отложения спорополленина, единицы гликокаликса после погружения в этот биополимер приобретают необычайную устойчивость. Здесь следует выяснить, как соотносятся два основных термина — гликокаликс и примэкзиновый матрикс; первый применяется в исследованиях Rowley, а второй был введен J. Heslop-Harrison (1968) и используется H. Dickinson (1976). Сами авторы считают понятия, вложенные в эти термины, не вполне совпадающими. Так, например, Rowley подчеркивает, что окрашивающаяся электронно-микроскопическими контрастерами часть экзины является гликокаликсной частью, будь то ранняя тетрадная стадия или зрелые споры / пыльца после весьма суровой химической обработки в эксперименте или после процедур, используемых для извлечения экзин из фоссилизированных отложений. Dickinson (1976), однако, считает окрашивающимся компонентом так называемый протоспорополленин, т. е. только что отложившийся, еще со множеством двойных связей, биополимер. Мне кажется, что оба термина практически совпадают по смыслу, так как Dickinson тоже считает примэкзиновый матрикс той основой, на которую откладывается спорополленин, и его «способствующие полимеризации поверхности» (polymerization-promoting surfaces — Dickinson, 1976) по смыслу совпадают со «спорополлениновыми рецепторами», используемыми в исследованиях Rowley. Это, конечно, понимают и сами авторы, но Rowley считает термин «примэкзиновый матрикс» неудачным потому, что само слово «матрикс» уже занято и обозначает бесструктурный материал. В спорах / микроспорах полисахаридные молекулы на плазмалемме (гликокаликс) погружены в спорополлениновый матрикс, т. е. из-за смешения терминов происходит смешение понятий: словосочетание «примэкзиновый матрикс» являет собой нонсенс, так как по смыслу именно матрикса в этом компоненте и нет. Хотя палинологи обычно правильно понимают и употребляют термин «примэкзиновый матрикс» как антипод, основу для отложения спорополленина, термин «гликокаликс» является, с моей точки зрения, предпочтительным — тем более что он биологически более общий.

Модели субструктуры

Существует несколько моделей субструктуры экзины, предложенных разными авторами. Мы рассмотрим здесь несколько основных моделей и выделим их общие чер-

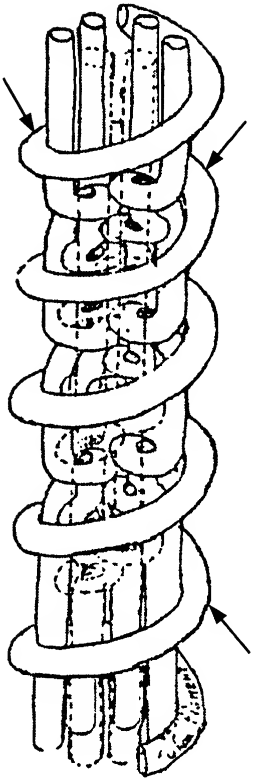


Рис. 1. Схема модели единицы экзины (тафта), предложенная Rowley (по: Rowley, Dunbar, 1990).

Стрелки указывают на витки оплетающего элемента, идущие вокруг пяти сердцевинных элементов, которые, в свою очередь, спирально скручены.

ты. Наиболее давняя и тщательно разрабатываемая модель принадлежит J. Rowley с соавторами (Rowley, Flynn, 1968; Rowley, 1975, 1978; Rowley, Dahl, 1977; Rowley et al., 1981; Dunbar, Rowley, 1984; Abadie et al., 1986—1987; Rowley et al., 1987; Rowley, 1990; Dahl, Rowley, 1991). Эта модель неразрывно связана с такими понятиями, как гликокаликс и гликолемма, и потому необходимо начать именно с них.

Сначала о модели субструктуры экзины, предложенной Rowley с соавторами (Rowley, Flynn, 1968; Flynn, Rowley, 1971; Rowley et al., 1981). Под субструктурой экзины авторы понимают систему макромолекул гликокаликса на плазмалемме споры / микроспоры, устроенную определенным, весьма сложным образом. Этот, по сути, скелет экзины состоит из макромолекул гликокаликса, организованных в форме трубок или цилиндров, ориентированных радиально, т. е. перпендикулярно поверхности плазмалеммы. Эти сложные трубчатые ансамбли — единицы экзины, или, по терминологии Rowley, тафты (буквально «пучок» — Rowley, Dunbar, 1990), имеют около 100—120 нм в диам., состоят из сердцевинных элементов (core elements) и оплетающего элемента (binder element) (рис. 1). Сердцевинный элемент состоит, в свою очередь, из 5 отдельных субъединиц, прямых или закрученных в спирали с витками около 30 нм в диам., а оплетающий элемент — из одной спиральной субъединицы. Каждая субъединица имеет около 10 нм в диам. и состоит, в свою очередь, из 5 двойных или 10 одинарных субъединиц. Как видно из рис. 1, модель единицы субструктуры экзины — тафта — весьма сложна и основана на результатах анализа и сопоставления многих тысяч микрографий. На следующем рисунке (рис. 2 — Claugher, Rowley, 1987) показан процесс постепенного разрушения экзины *Betula* и выявления ее субструктурных спиральных элементов, ориентированных перпендикулярно плазмалемме. Это выявляется в ходе эксперимента, включающего бомбардировку фрагментов экзины быстрыми атомами (в специальном приборе, изготовленном в Англии).

Цитохимические тесты на состав субструктурных единиц экзины, проведенные на ранних тетрадных микроспорах до того, как на гликокаликсе появляется спорополленин, показывают положительную реакцию на белки и полисахариды (Rowley, Dahl, 1977, 1982), тогда как на более поздних стадиях развития микроспор отмечается присутствие в экзине липополисахаридов, которые выделяли, обрабатывая экзину горячим 2-аминоэтанолом при 130—140 °С в течение 18 ч (Rowley, 1975). Из серии проведенных экспериментов авторы делают вывод, что гликокаликс (система тафтов) состоит из мукополисахаридов / гликопротеинов с добавлением липидов и, возможно, липополисахаридов. Сложные молекулы гликопротеинов и мукополисахаридов гликокаликса, вымываясь водными растворителями, тем не менее весьма устойчивы к окислению. Как это ни парадоксально, они более устойчивы к окислению, чем спорополленин. По мере того как накапливались экспериментальные данные, выяснялось, что процесс окисления разрушает спорополленин, высвобождая молекулы гликокаликса, контрастирующиеся электронно-микроскопическими красителями, тогда как сам спорополленин не контрастируется веществами, применяемыми в трансмиссионной электронной микроскопии (Rowley, Prijanto, 1977).

Другая модель субструктуры экзины принадлежит американской исследовательнице D. Southworth (1985a,b, 1986), которая в экспериментах по разрушению споропол-

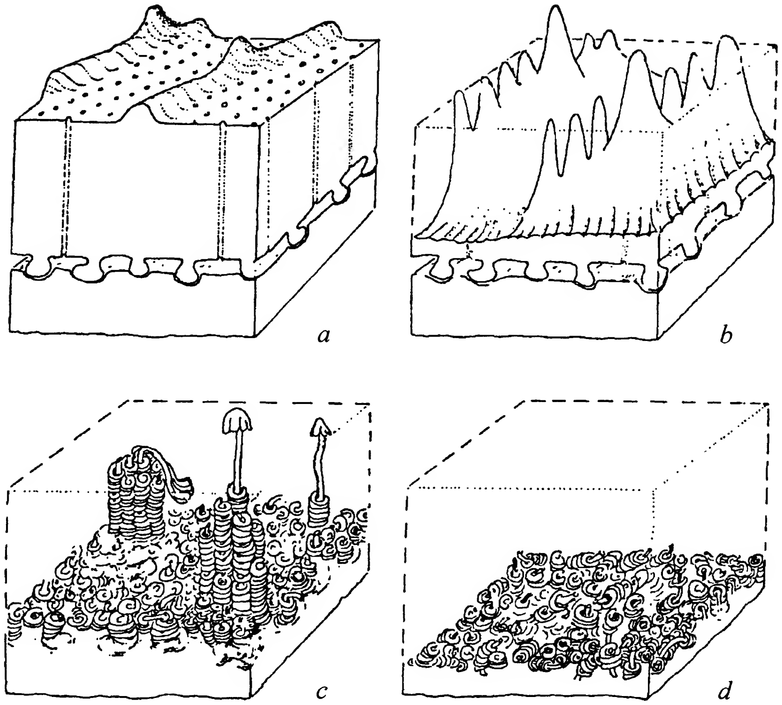


Рис. 2. Схема последовательных стадий разрушения экзины у *Betula* (*a*—*d*) под действием бомбардировки быстрыми атомами (по: Claugher, Rowley, 1987, с изменениями).

В ходе постепенного разрушения экзины выявляются ее субструктурные элементы — тафты, состоящие из центральных и оплетающих элементов.

ленина ацетолизированных экзин горячим 2-аминоэтанолом у *Lilium longiflorum*, *Fagus sylvatica* и *Juniperus communis* наблюдала изменение изначально гомогенной экзины до появления решетки дискретных, связанных между собой гранул. При небольших экспозициях в 2-аминоэтаноле гранулы были объединены в неправильные пятиугольники. При более длительных обработках связь между некоторыми гранулами исчезала и появлялись профили сложных и разомкнутых многоугольников. Гранулы, угловатые или эллипсоидные, имели 7—15 нм в поперечнике. Фрагменты экзин, высвобожденные после обработки 2-аминоэтанолом, выделяли затем центрифугированием. Они имели вид одиночных гранул или ассоциаций гранул в виде изогнутых или ветвящихся цепей, колец или двойных колец. Размер и устройство гранул и их объединений в экстрагированных экзинах и экзиновых фрагментах были сходными с гранулярными структурами, наблюдавшимися при развитии экзины. Исходя из этого сходства структур развивающихся экзин и экзин, подвергнутых деградации в эксперименте автор делает вывод, что горячий 2-аминоэтанол отчленяет компоненты экзины в ходе процесса, противоположного ее синтезу. Итак, решетчатая модель субструктуры экзины (Southworth, 1986) включает в себя 2 компонента: гранулы и соединяющие их палочковидные элементы, с преимущественным акцентом на гранулах (рис. 3). Обсуждая модель Rowley, в основе которой лежат ориентированные перпендикулярно плазмалемме спиральные элементы, Southworth (1986) отмечает, что ее наблюдения не свидетельствуют о существовании преимущественной ориентации субструктурных элементов, показывает различные размеры субъединиц и разные интервалы между ними, а также, что весьма важно, подчеркивает, что утолщение экзины еще во время тетрадного периода предполагает наличие определенного способа добавления спорополлениновых единиц во многих местах одновременно на поверхности развивающихся микроспор.

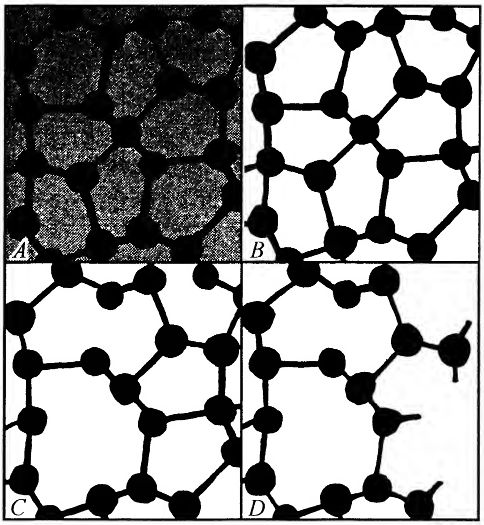


Рис. 3. Схема (модель) последовательных стадий разрушения спорополленина экзины (*A*), а затем и самой субструктуры экзины (*B*, *D*), показывающая систему гранул, объединенных в простые (*B*) и сложные (*D*) многоугольники (по: Southworth, 1986).

Иная модель субструктуры экзины была предложена на основе применения физико-химического метода окислительной деградации экзины видов рода *Paeonia* (Nowicke и др., 1986). Эксперимент проводился с помощью плазменного сжигателя, в котором возбужденные молекулы кислорода образуют высокореактивную плазму, вызывающую низкотемпературное окисление (выжигание) органических веществ. Обработка пыльцы в этом приборе проводилась с разной продолжительностью (от 1 до 8 ч), причем выяснилось, что первый час выжигания производит наиболее глубокие физические изменения; дополнительный заметный эффект требует 2 и более часов. В результате получали скелетоподобную экзину: появлялась некая сеть палочек, причем элементы этой скелетной скульптуры становились ребристыми и имели гранулярную поверхность. Таким образом, в этой модели компонентами субструктуры являются палочковидные элементы и гранулы.

Еще одна гипотеза субструктуры экзины принадлежит S. Blackmore и D. Claugher (1987) и Blackmore (1990). Они обрабатывали ацетолизированные пыльцевые зерна *Fagus sylvatica* и *Scorzonera hispanica*, а также *Echinops spaerocephalus* сильным окислителем — перманганатом калия и выявляли субструктуру путем удаления части экзины. Элементы экзины, включая колумеллы и тектум, оказывались редуцированы до системы полых пространств (полого лабиринта), ограниченных непрерывным слоем устойчивого к окислению материала. Этот пограничный слой (boundary layer) рассматривается как важный структурный компонент зрелой экзины и как первый уровень субструктуры. При больших увеличениях оказывается, что стенки этого лабиринта имеют сетчатую структуру. Эта сетка состоит из связанных между собой палочек (rods) 15 нм в диам. и рассматривается авторами как второй уровень субструктуры (табл. I — Blackmore, 1990). Пограничный слой является рецепторным для спорополленина в течение раннего развития (Blackmore, Claugher, 1987) и поэтому определяет стратификацию и орнаментацию экзины. Последующее добавление спорополленина тапетального или микроспорового происхождения маскирует ограничивающий слой. Несмотря на то что авторы (Blackmore, Claugher, 1987; Blackmore, 1990) выявляют 2 уровня субструктуры, их модель опирается лишь на один из них — макроуровень, представленный ограничивающим слоем. Таким образом, экзина в целом не интерпретируется как состоящая из единиц одинакового размера, что характерно для модели Rowley (1981) или Southworth (1986), хотя субъединицы тех типов, что описаны в их моделях, были Blackmore и Claugher обнаружены. В самом деле, нет оснований считать, что, например, действие 2-аминоэтанола и $KMnO_4$ должно быть сходным: экзиновый компонент, удаляемый 2-аминоэтанолом, явно не тот же самый, что удаляется посредством обработки $KMnO_4$, и результаты обоих методов поэтому не обязательно противоречивы.

В серии онтогенетических исследований экзины ряда видов с применением при фиксации метода замораживания-скалывания в сочетании с высокоразрешающим сканирующим электронным микроскопом (СЭМ) показана объемная субструктура тектума и колумелл, без применения специальных деградационных методов (Takahashi, 1989a,b, 1992, 1993, 1995). Строго говоря, была показана не субструктура, а инфраструктура экзины, так как, как уже упоминалось в начале этого раздела, под субструктурой понимается неспорополлениновая часть экзины. Эта внутренняя структура имела губчатый характер, а при высоких разрешениях выглядела как сеть переплетающихся нитей 5—7 нм в сечении, с которой по мере развития микроспор в тетрадах ассоциировалось все большее число гранул 10—30 нм диам., причем размер гранул возрастал постепенно и многие из них сливались друг с другом (Takahashi, 1993 — табл. II). В результате возникла структура из сети переплетающихся нитей с как бы насаженными на них гранулами, напоминающая нити бус, причем к концу тетрадной стадии гранулы начинали превалировать, все больше маскируя нити. Отмечено, что хотя наблюдаемые им нити схожи с тафтами модели Rowley, они, однако, рыхло расположены, не имеют преимущественной ориентации и спиральной организации. Тем не менее, несмотря на слой напыленного в ходе подготовки образца металла (3—5 нм платины / палладия), на рис. 4 статьи Takahashi по инициации и субструктуре экзины у *Caesalpinia japonica* (табл. II) заметна поперечно-полосатая исчерченность нитей, которая, весьма вероятно, соответствует виткам спиралей тафтов. Итак, описанная инфраструктура экзины представляет собой комбинацию нитей и гранул. Нити, как отмечает M. Takahashi (1993), функционируют как рецепторы (автор не уточняет чего, видимо спорополленина) или / и как скелет для формирования на них гранул.

Наконец, еще одна модель субструктурных единиц экзины принадлежит венгерскому ученому M. Kedves (Kedves, 1992; Kedves, Kedves, 1999). Разработка этой модели была начата ранее (Kedves, 1986) и систематически продолжается в его лаборатории, включая компьютерное моделирование. В ходе первых наблюдений над структурой биополимера экзин ископаемых покрытосеменных были выявлены глобулярные единицы спорополленина размером от 1.2 до 2.9 нм. Наиболее важным моментом было обнаружение в спородерме квазикристаллического скелета. При исследовании экзины подвергали частичной деградации и применяли ротационный метод (Markham et al., 1963). Метод вращения образца часто используют в кристаллографии при выяснении структуры кристаллической решетки, изучая характер симметрии образца. Kedves изучал срезы экзин и других полимерсодержащих оболочек растительных клеток, используя высокоразрешающий ТЭМ OPTON 902, позволяющий добиваться увеличения около 400 000 раз, и вращая образцы в разных плоскостях. Затем получали отпечатки с этих негативов с увеличением в 5 млн раз, что давало возможность наблюдать отражения атомов углерода в органических молекулярных структурах. Автор вводит понятие основной единицы биополимера, каковой, по его убеждению, является пентагональный додекаэдр (рис. 4 — Kedves, Kedves, 1999). Первые же попытки смоделировать высокоорганизованный квазикристаллический биополимерный скелет подтвердили, что пентагональный додекаэдр как базисная единица биополимера действительно является элементарной биологической единицей. Исходя из нее могут быть смоделированы не только глобулярные, но и спирально-трубчатые системы (рис. 4). Принимая во внимание нанометровый диапазон модели Kedves, спираль, смоделированная из базисной единицы (додекаэдра), будет соответствовать нанометровому диапазону одной спиральной единицы экзины (тафта) Rowley (1981). Далее, развивая идею моделирования структур из базисной единицы и проверяя свои модели с помощью модифицированного ротационного Markham-метода, Kedves моделирует филаменты, ламеллы (слои), спиральные единицы, микротрубочки и другие биополимерные скелетные структурные элементы. Итак, Kedves, работая с частично разрушенными экзинами, но содержащими еще достаточное количество спорополленина, идентифицирует элементарную (базисную) единицу этого биополимера, которую рассматривает как основу различных других, более сложных единиц.

Интересно отметить, что все вышеописанные модели субструктуры экзины, предложенные другими авторами, могут быть согласованы с моделью Kedves. Неясным остается, однако, одно важное обстоятельство: что же все-таки выявляет Kedves — элементарные единицы спорополленина или его единицы в соединении с полимерными молекулами гликокаликса плазмалеммы.

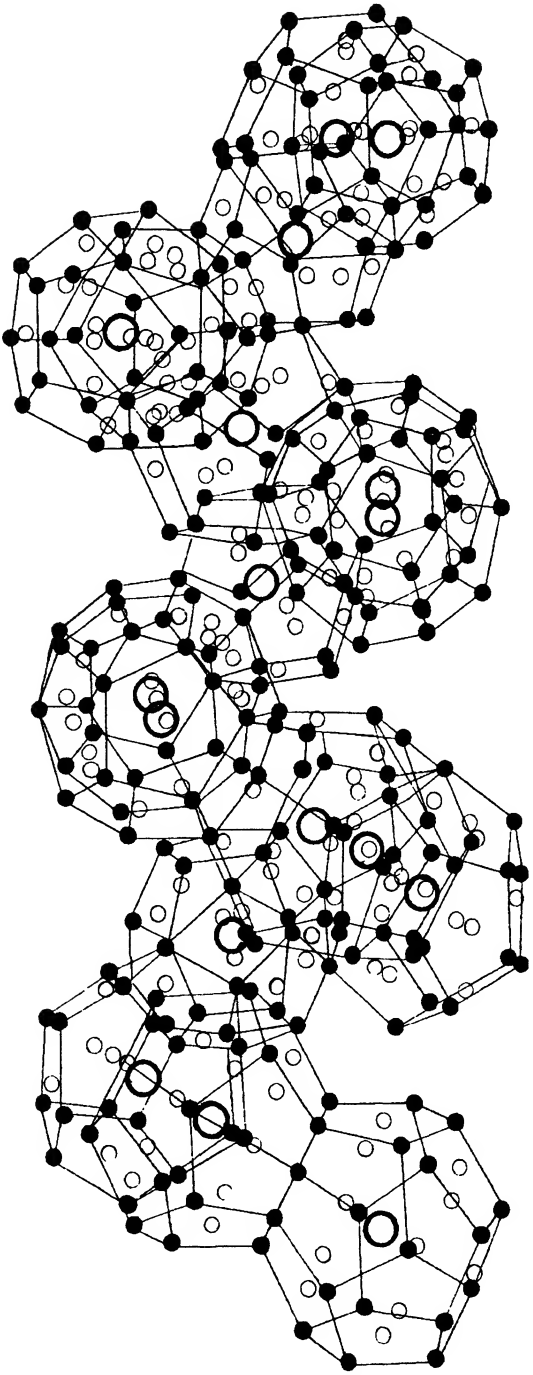


Рис. 4. Схема модели единиц экзины, предложенная Kedves (по: Kedves, Kedves, 1999).

Единицы экзины представляют собой пентагональные додекаэдры, объединенные в спиральные структуры.

Итак, проанализированы несколько основных моделей субструктуры экзины. Следует отметить, что к настоящему моменту ни одна из них не стала общепризнанной. Онтогенетические исследования, проведенные лично мной и совместно с рядом авторов (Габараева, 1986, 1987, 1991, 1997; Gabarayeva, 1991, 1992, 1995, 1996; Gabarayeva and Rowley, 1994; Gabarayeva and El-Ghazaly, 1997; Gabarayeva et al., 1998; Rowley et al., 1999b), подтверждают справедливость модели субструктуры экзины Rowley.

Позднее в нашей совместной работе был проведен эксперимент по постепенной деградации зрелых экзин ряда видов (*Stangeria eriopus*, *Lavatera arborea*, *Oenothera speciosa*) окислителем — перманганатом калия — с целью выявления общей субструктуры экзины и сравнения моделей субструктуры Rowley и Blackmore (Gabarayeva, Blackmore, Rowley, 2003). Результаты показали, что пограничный слой (по терминологии Blackmore) соответствует спорополленин-акцепторным частицам (sporopollenin acceptor particles — SAPs, по терминологии Rowley с соавторами) (Skvarla and Rowley, 1987; Rowley et al., 1995; Gabarayeva et al., 1998; Rowley et al., 1999a,b; Gabarayeva, Grigorjeva, 2002; Gabarayeva, Blackmore, Rowley, 2003; Gabarayeva, Grigorjeva, Rowley, in press), а модель субструктуры экзины Blackmore не противоречит модели Rowley, различаясь лишь в терминологии.

Недавний впечатляющий эксперимент группы исследователей под руководством R. Wiermann привнес еще одно свидетельство в пользу модели Rowley (Thom et al., 1998). Исследователи растворяли спорополленин экзины в горячем 2-аминоэтаноле, затем фракционировали солюбилизат и реагрегировали его путем каскадного диализа. Исследование полученного материала в трансмиссионном электронном микроскопе и его рентгеноструктурный микроанализ показали, что в одной из фракций содержатся сферические субструктуры и удлиненные единицы с отчетливым поверхностным рисунком. Эти данные хорошо согласуются с моими представлениями о субструктуре экзины: сферические единицы, вероятно, соответствуют микроглобулам спорополленина — инициальным спорополлениновым отложениям (Gabarayeva, Grigorjeva, 2002), а удлиненные единицы с отчетливым поверхностным рисунком — тафтам модели Rowley (1990). Данные вышеуказанных авторов (Thom et al., 1998) также подтверждают две другие модели субструктуры экзины (Nowicke et al., 1986; Takahashi, 1993) — обе эти модели весьма близки модели Rowley.

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-49108).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габараева Н. И. Развитие экзины у *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 311—322.

Габараева Н. И. Ультраструктура и развитие спородермы *Manglietia tenuipes* (*Magnoliaceae*) в течение тетрадного периода: построение примэкзины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 3. С. 281—290.

Габараева Н. И. Ультраструктура и развитие экзины и орбикул у *Magnolia delavayi* (*Magnoliaceae*) в тетрадном и начале посттетрадного периода // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 10—19.

Габараева Н. И. Ультраструктурные основы развития спородермы представителей двудольных подкласса *Magnoliidae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 46 с.

Abadie M., *Hideux M.*, *Rowley J. R.* Ultrastructural cytology of the anther. II. Proposal for a model of exine considering a dynamic connection between cytoskeleton, glycolemma and sporopollenin-synthesis // Ann. Sci. Nat. Bot. Paris. Sér. 13. 1986—1987. T. 8. P. 1—16.

Bennett H. S. Cell surface: components and configurations, and movements and recombinations // Handbook of molecular cytology / Ed. by A. Lima-de-Faria. Amsterdam, 1969. P. 1261—1306.

Blackmore S. Sporoderm homologies and morphogenesis in land plants, with a discussion on *Echinops sphaerocephala* (*Compositae*) // Plant Syst. Evol. 1990. Vol. 5. P. 1—12.

Blackmore S., *Claugher D.* Observations and the substructural organization of the exine in *Fagus sylvatica* L. (*Fagaceae*) and *Scorzonera hispanica* L. (*Compositae: Lactuceae*) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1987. Vol. 53. P. 175—184.

Claugher D., *Rowley J. R.* *Betula* pollen grain substructure revealed by fast atom etching // Pollen et Spores. 1987. Vol. 29. N 1. P. 5—20.

Dahl A. O., *Rowley J. R.* Microspore development in *Calluna* (*Ericaceae*). Exine formation // Ann. Sci. Nat. Bot. Paris, 13 Sér. 1991. T. 11. P. 155—176.

Dickinson H. G. The deposition of acetolysis-resistant polymers during the formation of pollen // Pollen et Spores. 1976. Vol. 18. N 3. P. 321—334.

Dunbar A., *Rowley J. R.* *Betula* pollen development before and after dormancy: exine and intine // Pollen et Spores. 1984. Vol. 26. N. 3—4. P. 299—338.

Flynn J. J., *Rowley J. R.* Wall microtubules in pollen grains // Zeiss Inform. 1971. Vol. 76. P. 40—45.

Gabarayeva N. I. Patterns of development in primitive angiosperm pollen // Pollen and Spores: Patterns of diversification / Ed. by S. Blackmore and S. H. Barnes. Oxford, 1991. P. 257—268.

Gabarayeva N. I. Sporoderm development in *Asimina triloba* (*Annonaceae*). I. The developmental events before callose dissolution // Grana. 1992. Vol. 31. P. 213—222.

Gabarayeva N. I. Pollen wall and tapetum development in *Anaxagorea brevipes* (*Annonaceae*): sporoderm substructure, cytoskeleton, sporopollenin precursor particles, and the endexine problem // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. Vol. 85. P. 123—152.

Gabarayeva N. I. Sporoderm development in *Liriodendron chinense* (*Magnoliaceae*): a probable role of the endoplasmic reticulum // Nord. J. Bot. 1996. Vol. 16. N 1. P. 1—17.

Gabarayeva N. I., *El-Ghazaly G.* Sporoderm development in *Nymphaea mexicana* (*Nymphaeaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1997. Vol. 204. P. 1—19.

Gabarayeva N. I., *Grigorjeva V. V.* Exine development in *Stangeria eriopus* (*Stangeriaceae*): ultrastructure and substructure, sporopollenin accumulation, the equivocal character of the aperture, and stereology of microspore organelles // Rev. Palaeobot. Palynol. 2002. Vol. 122. P. 185—218.

Gabarayeva N. I., *Blackmore S.*, *Rowley J. R.* Observations on the experimental destruction and on substructural organization of the pollen wall of some selected gymnosperms and angiosperms // Rev. Palaeobot. Palynol. 2003. Vol. 124. P. 203—226.

Gabarayeva N. I., *Grigorjeva V. V.*, *Rowley J. R.* Sporoderm and tapetum ontogeny in *Cabomba aquatica* (*Cabombaceae*) // Rev. Palaeobot. Palynol. in press.

Gabarayeva N. I., *Rowley J. R.* Exine development in *Nymphaea colorata* (*Nymphaeaceae*) // Nord. J. Bot. 1994. Vol. 14. P. 671—691.

Gabarayeva N. I., *Rowley J. R.*, *Skvarla J. J.* Exine development in *Borago* (*Boraginaceae*). 1. Microspore tetrad period. Taiwania. 1998. Vol. 43. P. 203—214.

Heslop-Harrison J. Wall development within one microspore tetrad of *Lilium longiflorum* // Can. J. Bot. 1968. Vol. 46. N 10. P. 1185—1192.

Kedves M. *In vitro* destruction of the exine of recent palynomorphs I // Acta Biol. Szeged. 1986. Vol. 32. P. 49—60.

Kedves M. Three dimensional modelling of the biopolymer structure of the plant cell wall II // Plant cell biology and development. 1992. N 3 / Ed. by M. Kedves. Szeged, 1992. P. 67—87.

Kedves M., *Kedves L.* Computer modelling of the quasi-crystalloid biopolymer Structure IV // Plant cell biology and development. 1999. N 10. P. 91—97.

Markham R., *Frey S.*, *Hills G. J.* Methods for the enhancement of image detail and accentuation of structure in electron microscopy // Virology. 1963. Vol. 20. P. 88—162.

Nowicke J. W., *Bittner J. L.*, *Skvarla J. J.* *Paeonia*, exine substructure and plasma ashing // Pollen and spores: Form and function / Ed. by S. Blackmore and I. K. Ferguson. London, 1986. P. 81—95.

Rowley J. R. Formation of pollen exine bacules and microchannels on a glycocalyx // Grana. 1973. Vol. 13. N 3. P. 129—138.

Rowley J. R. Lipopolysaccharide embedded within the exine of pollen grains // 33rd Ann. Proc. Electron Microscopy. Soc. Am. Las Vegas. Nevada, 1975. P. 572.

Rowley J. R. A model of exine substructure // Abstr. 11th Ann. Meet. Am. Ass. Stratigraph. Palynol. Phoenix, Arizona, 1978. P. 16.

Rowley J. R. Pollen wall characters with emphasis upon applicability // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 357—380.

Rowley J. R. The fundamental structure of the pollen exine // Plan Syst. Evol. 1990. Vol. 5. P. 13—29.

Rowley J. R., *Dahl A. O.* Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycocalyx material (1) // Pollen et Spores. 1977. Vol. 19. N 2. P. 169—297.

Rowley J. R., *Dahl A. O.* A similar structure for tapetal surface and exine «taft»-units // Pollen Spores. 1982. Vol. 24. P. 5—8.

Rowley J. R., *Dunbar A.* Outward extension of spinules in exine of *Centrolepis aristata* (*Centrolepidaceae*) // Bot. Acta. 1990. Vol. 103. P. 355—359.

Rowley J. R., *Flynn J. J.* Tubular fibrils and the ontogeny of the yellow water lily pollen grain // J. Cell Biol. 1968. Vol. 39. P. 159.

Rowley J. R., *Prijanto B.* Selective destruction of the exine of pollen grains // Geophytology. 1977. Vol. 7. N 1. P. 1—23.

Rowley J. R., *Dahl A. O.*, *Sengupta S.*, *Rowley J. S.* A model of exine substructure based on dissection of pollen and spore exines // Palynology. 1981. Vol. 5. P. 107—152.

Rowley J. R., *El-Ghazaly G.*, *Rowley J. S.* Microchannels in pollen grain exine // Palynology. 1987. Vol. 11. P. 1—21.

Rowley J. R., Flynn J. J., Takahashi M. Atomic force microscope information on pollen exine substructure in *Nuphar* // Bot. Acta. 1995. Vol. 108. P. 300—308.

Rowley J. R., Skvarla J. J., Walles B. Microsporogenesis in *Pinus sylvestris*. VII. Exine expansion and tapetal development. Taiwania. 1999a. Vol. 44. P. 325—344.

Rowley J. R., Skvarla J. J., Gabarayeva N. I. Exine development in *Borago* (*Boraginaceae*). 2. Free microspore stages. Taiwania. 1999b. Vol. 44. P. 212—229.

Skvarla J. J., Rowley J. R. Ontogeny of pollen in *Poinciana* (*Leguminosae*). I. Development of exine template // Rev. Palaeobot. Palynol. 1987. Vol. 50. P. 313—331.

Southworth D. Pollen exine substructure. I. *Lilium longiflorum* // Am. J. Bot. 1985a. Vol. 72. P. 1274—1283.

Southworth D. Pollen exine substructure. II. *Fagus sylvatica* Grana. 1985b. Vol. 24. P. 161—166.

Southworth D. Substructural organization of pollen exines // Pollen et Spores. London, 1986. N 12. P. 61—69.

Takahashi M. Development of the echinate pollen wall in *Farfugium japonicum* (*Compositae: Senecioneae*) // Bot. Mag. Tokyo. 1989a. Vol. 102. P. 219—234.

Takahashi M. Pattern determination of the exine in *Caesalpinia japonica* (*Leguminosae: Caesalpinioideae*) // Am. J. Bot. 1989b. Vol. 76. P. 1615—1626.

Takahashi M. Development of spinous exine in *Nuphar japonicum* De Candolle (*Nymphaeaceae*) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1992. Vol. 75. P. 317—322.

Takahashi M. Exine initiation and substructure in pollen of *Caesalpinia japonica* (*Leguminosae: Caesalpinioideae*) // Am. J. Bot. 1993. Vol. 80. P. 192—197.

Takahashi M. Exine development in *Aucuba japonica* Thunberg (*Cornaceae*) // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. Vol. 85. P. 199—205.

Thom I., Grote M., Abraham-Peskir J., Wiermann R. Electron and X-ray microscopic analysis of reaggregated materials obtained after fractionation of dissolved sporopollenin // Protoplasma. 1998. Vol. 204. P. 13—21.

SUMMARY

The concepts of structure, substructure and a model of substructure are determined. Several main models of the exine substructure on literature data are considered and compared, and analysed together with our original data. All the models have much in common. The conclusion on the high plausibility of the model by J. R. Rowley is drawn.

УДК 582.635-1.49 : 582.6./9

© **Т. И. Кравцова**

СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ В СЕМЕЙСТВЕ *URTICACEAE* И РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ ПОРЯДКА *URTICALES*

T. I. KRAVTSOVA. SEED COAT STRUCTURE IN THE *URTICACEAE* AND RELATIONS OF THE *URTICALES*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
Поступила 24.03.2003
Окончательный вариант получен 22.05.2003

Строение семенной кожуры изучено с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов у представителей из 43 родов сем. *Urticaceae*. Установлено, что семенная кожура, хотя она пленчатая и гистологически упрощенная, имеет определенную и довольно разнообразную структуру и микроморфологию поверхности. Ее эволюционное развитие происходило в нескольких направлениях путем редукции разных слоев — эндотегмена и в меньшей степени эндотесты (тип Urtica), только эндотесты (тип Maoutia), экзотесты (тип Boehmeria) или как экзо-, так и эндотесты с одновременным появлением в клетках наружного слоя большого количества хлоропластов (тип Parietaria). Перфорированная семенная кожура возникла независимо от структурного типа. На основе полученных результатов и сравнения со структурой семенной кожуры в близких семействах порядка *Urticales* и некоторых семействах *Malvales* и *Rhamnales* (sensu Thorne, 2000) рассмотрены дискуссионные вопросы систематики сем. *Urticaceae* и родственные связи порядка *Urticales*. Признаки строения семенной кожуры подтверждают родство *Urticales* с порядками *Malvanae* (Dahlgren, 1983; Thorne, 1983, 2000). Полученные данные по структуре семенной кожуры согласуются с данными молекулярной систематики в отношении родства *Urticales* с *Rhamnales* (sensu Thorne, 2000).

Ключевые слова: анатомия, микроморфология поверхности, семенная кожура, систематика, филогения, *Urticaceae*, *Urticales*, *Malvales*, *Rhamnales*.

В сем. *Urticaceae*, как и во многих других семействах цветковых растений с невскрывающимися односемянными плодами, семенная кожура редуцирована и представлена коричневатой или зеленоватой пленкой, иногда неотделимой от перикарпия. Предыдущими авторами она описана как пленчатая, состоящая из 2 или нескольких рядов сильно сжатых клеток (Harz, 1885), или как почти незаметный интегументальный остаток, отграниченный от нуцеллярного остатка кутикулой (Modilewsky, 1908; Netolitzky, 1926), или, наконец, как неспециализированная, более или менее смятая, без определенной структуры (Цингер, 1958; Corner, 1976). H. A. Weddell (1856—1857) придерживался такого же мнения, однако он нашел в семенной кожуре *Laportea gigas* (= *Dendrocnide excelsa*) выступающие на поверхности семени крупные клетки с рафидами оксалата кальция. Как можно видеть из обзора Г. А. Комар (1992), семенная кожура в сем. *Urticaceae* остается до настоящего времени слабоизученной и ее признаки не используются для систематики. Впервые на необычную микроморфологию этой кожуры, связанную с перфорированностью, обратили внимание T. Takaso и H. Tobe (1990), посвятившие, однако, свое исследование главным образом семействам *Celtidaceae* и *Ulmaceae*. Они выяснили, что в одних родах *Urticaceae* семенная кожура перфорированная, а в других нет. Эти авторы, а также В. В. Черник (1982) показали на примере *Celtidaceae* и *Ulmaceae* значимость для систематики и филогении пор. *Urticales* признаков упрощенной пленчатой семенной кожуры, ее внутреннего строения (Черник, 1982) и микроморфологии поверхности.

Проведенные мною ранее исследования развития и строения семенной кожуры в родах *Parietaria* (Кравцова, 1991), *Urtica* (Кравцова, 1993; Кравцова, Гельтман, 1994), *Girardinia* (Kravtsova, 1994), *Boehmeria*, *Dendrocnide*, *Urera* (Кравцова, неопубликованные данные) показали, что она формируется обоими 2—3-слойными интегументами. Процесс дифференциации по-разному происходит в разных родах, с преимущественным развитием либо наружного интегумента, либо внутреннего, либо внутренней эпидермы обоих интегументов. Зрелая семенная кожура крапивных, хотя сильно сжата и гистологически упрощена, не является бесструктурной. Она обладает до сих пор «скрытыми» признаками, которые могут быть использованы для решения проблемных вопросов филогении и систематики данного семейства, освещенных в работах C. J. Chen (1985), I. Friis (1989, 1993) и C. M. Wilmot-Dear (1989).

В настоящей статье представлены результаты сравнительно-анатомического изучения семенной кожуры в сем. *Urticaceae*. Кроме того, для определения филогенетических связей этого семейства в исследование включены семена представителей сем. *Moraceae*, а для решения спорного вопроса о родственных связях порядка *Urticales* изучены семена у представителей сближаемых с *Urticales* порядков цветковых растений. Как известно, существует несколько точек зрения по последнему вопросу. Традиционно пор. *Urticales* помещают в *Hamamelididae* («higher hamamelids») (Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981), однако многие авторы предполагают его родство с *Malvales* и *Euphorbiales* (например, Weddell, 1856—1857; Berg, 1977, 1989; Dahlgren, 1983; Thorne, 1983, 1992, 2000). А. Л. Тахтаджян (1987, 1997) изменил свое мнение относительно положения пор. *Urticales* в предложенной им системе покрытосеменных и перенес его из *Hamamelididae* в *Dilleniidae*. R. F. Thorne и R. Dahlgren включили в *Malvanae* (*Malviflorae*) также пор. *Rhamnales* (или *Rhamnales* и *Elaeagnales* как отдельные порядки, по: Dahlgren, 1983). Данные молекулярной систематики (Chase et al., 1993; Soltis et al., 1997; APG (Angiosperm Phylogeny Group), 1998; Savolainen et al., 2000) указывают на родство *Urticales* с семействами *Rhamnaceae*, *Elaeagnaceae*, *Barbeyaceae* и *Dirachmaceae*, которое уже было установлено ранее (за исключением последнего семейства) традиционными, немолекулярными методами. Они, однако, свидетельствуют о возможности включения этих семейств в широко понимаемый пор. *Rosales*, в котором семейства порядка *Urticales* занимают отдельную кладу urticalean rosids (Sytsma et al., 2002). Ранее о родстве *Ulmaceae* (семейства с наиболее примитивными для порядка признаками) с *Rosales* писала И. А. Грудзинская (1986).

Материал и методика

Материалом для исследования послужили семена, полученные из Гербариев LE, VLA, K, L, MO, JBSD, PE и некоторых других. Часть образцов собрана в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, Главного Ботанического Сада, Москва (ГБС), и в естественных популяциях или получена по обмену семян. Поверхность и внутреннее строение семенной кожуры изучены у 177 видов из 43 родов сем. *Urticaceae* и у 30 видов из семейств *Moraceae*, *Malvaceae*, *Tiliaceae*, *Rhamnaceae* и *Elaeagnaceae*.

Исследованные виды и образцы

Urticaceae. ***Urticeae***. *Dendrocnide* Miq. ***D. carriana*** Chew: Indonesia, Bali, Kastermans et al., KK + SS 129 (K); New Guinea, J. J. Havel et A. Kairo NGF. 17282 (L); ***D. cordata*** (Warb. ex Winkl.) Chew: Moluccas, Teninber Isl., P. Buwalda 4292; New Guinea, P. J. Darbyshire 629 (L); ***D. elliptica*** (Merr.) Chew: N. Borneo, W. Meijer SAN 26442 (L); ***D. excelsa*** (Wedd.) Chew: Queensland, N. S. Wales, C. T. White 12781 (K, LE); ***D. harweyi*** (Seem) Chew: Fiji, A. C. Smith 45 (K); ***D. latifolia*** Gaud.: Santa Isabel, P. F. Hint 2906 (K); Solomon Isl., New Georgia Isl., A. W. Cowmeadow et R. Teona 135IP 2518 (L); ***D. meyeniana*** (Walp.) Chew f ***meyeniana***: Philippines, A. Loher 6892 (K); Philippines, M. D. Sulit 11692(L); ***D. microstigma*** (Gaud. ex Wedd.) Chew: Indonesia, W. Sumbawa, Kasremans 18359 (L); ***D. moroides*** (Wedd.) Chew: оранжереи БИН; ***D. nervosa*** (Winkl.) Chew: New Guinea, Henty et Sayers NGF 20572 (K); New Guinea T. G. Hartley NTGH 9946 (L); ***D. ob-***

lanceolata (Merr.) Chew: Sarawak, P. S. Ashton S. 16719 (K); N. Borneo, J. Ampuria 41510 (L); ***D. peltata*** (Bl.) Miq. var. *peltata*: Christmas Isl., B. A. Mitchell 154 (K); ***D. rechingeri*** (Winkl.) Chew: New Guinea, J. E. Blebbn. 610 (K); ***D. schlechteri*** (Winkl.) Chew: New Guinea, J. Buderus NGF. 24077 (K); New Guinea, C. D. Sayers NGF 19509 (L); ***D. sinuata*** (Bl.) Chew: Malaya, Perak, B. Mollesworth 4879 (LE); Sumatra, R. Sitoroes 5309 (LE); ***D. solomonensis*** (Rech.) Chew: Solomon Islands, T. C. Whitemore BSIP 1310 (K); ***D. stimulans*** (L. f.) Chew: Siam, A. F. G. Kerr (K); S. Sumatra, P. Buwalda 7581 (L); ***D. subclausa*** (Robins.) Chew: Philippines, A. D. E. Elmer 17912 (K); ***D. ternatensis*** (Miq.) Chew: Moluccas, P. J. Eyma 3218 (K, L); ?***D. venosa*** Chew: Philippines, H. S. Yates 25532 (K); ***D. vitiensis*** Seem.: Fiji, Ba, D. Koroiveibau 14176 (K); Samoa Isl., Reinecke 81 (L). Discocnide Chew. ***D. mexicana*** (Liebm.) Chew: Mexica, M. Bourgeau 2280 (LE). Girardinia Gaud.; ***G. diversifolia*** (Link) Friis et al.: Herb. Horti Calcutensis N17, Upper Burma, near Shan, II.1892, Abdul Huk. (LE); Abyssinia, Envoi de M. W. Schimper 816 (LE) и др.; ***G. septentrionalis*** Grudz.: Hortus Bot. Pekinensis; Россия, Дальний Восток, заповедник «Кедровая падь», 12 IX 1988, В. Н. Ворошилов (VLA); там же, М. А. Ракова, 5 IX 1990, и др. Gyrotaenia Griseb. ***G. myriocarpa*** Griseb.: Cuba, C. Wright 531 (LE); ***G. sp.***: Dominic Republic, Zanoni 39183 (JBSD). Hesperocnide Torr. et Gray. ***H. tenella*** Torr.: USA, California, Oakland, VII 1881, M. E. Jones (б / №) (LE); USA, «Flora of Sequoia region» N 423 (LE). Laportea Gaud. (incl. *Sceptrocnide* Maxim. и *Fleurya* Gaud.). **Sect.** Laportea. ***L. alatipes*** Hk. f.: Uganda, T. D. Maitland 1054 (K); Kenya, R. A. Geesteranus 6241 (L); ***L. amberana*** (Baker) Leandri: Madagascar, M. G. Cours 2159 (K); Madagascar, Ch. d'Alleizette 300650 (L); ***L. bulbifera*** L.: Россия, Дальний Восток, между деревнями Варфоломеевой и Гугуевкой, Д. П. Воробьева 251 (LE); Korea, Prov. Kenge, 16 VIII 1927, V. L. Komarov, б /№ (LE); (= *L. terminalis* Wight) India, Sikkim, C. B. Clarke 36554 (LE); ***L. canadensis*** L.: USA, Minnesota, A. P. Anderson (LE); Montreal, F. M. Victorin 28448 (LE); ***L. decumana*** (Roxb.) Wedd.: New Guinea, L. J. Brass 32711 (K); ***L. disepala*** (Gagn.) Chew: Thailand, J. F. Maxwell 75—727 (L); ***L. macrostachya*** (Maxim.) Ohwi: from Botanical Garden Tohoku University, Japan; ***L. perrieri*** Leandri: Madagascar, M. G. Cours 5449 (K); **Sect.** Fleurya, ***L. aestuans*** (L.) Chew: Brazil, L. Ridel 1290 (LE); Abyssinia, G. Schweinfurth, D. Riva N 475 (LE) и др.; ***L. grossa*** (Wedd.) Chew: Africa, Drege 3865 (LE) и др.; ***L. interrupta*** (L.) Chew: Herb. Hort. Bot. Calcutensis (LE); Flora of Indo-China, Hue and Vicinity, R. W. Squires 45 (LE); Philippines, Herb. Fischer N 722 (LE) и др.; ***L. ruderalis*** (Forst. f.) Chew: Ins. Romanzoff, A. Chamisso, б / № (LE). Nanocnide Blume (оба вида). ***N. japonica*** Blume: Japan, C. Hoshu, H. Ohashi et al., 401 (LE); China, N. Guigzhou 774 (PE); ***N. lobata*** Wedd.: China, Anhui Prov., K. C. Kuan 75078 (PE). Obetia Gaud. ***O. aldabrensis*** Friis: Aldabra, Renvoize 1357 (K); ***O. carruthersiana*** (Hiern) Rendle: S. W. Africa, Strey 2681 (K); ***O. ficifolia*** (Savigny) Gaud.: Flora von Central Madagascar N 3581, 18 VIII 1880, leg. J. M. Hildebrandt (LE); ***O. radula*** (Baker) Jackson: Madagascar, Baron 3558 (K); Kenya, Gardner 2963 (K); ***O. tenax*** (N. E. Brown) Friis: Mozambique, Souza 3820 (K); Natal, Killick 682 (K). Urera Gaud. ***U. alceafolia*** Gaud.: S. America, Herb. Fischer 134 (LE); Panama, W. G. D'Arcy 10995 (LE) и др.; ***U. baccifera*** Gaud.: Cuba, Rugel 254 (LE); оранжереи БИН; ***U. caracasana*** (Jacq.) Griseb.: Panama, 1 III 1967, D. G. Kozlovsky, б / № (LE); ***U. hypselodendron*** (Hochst) Wedd.: Congo Belgicae, A. Vuton 826 (K); Kenya, R. A. Maas Geesteranus 4794 (L) и др.; ***U. kaalae*** Wawra: Australia, Escholtz (LE); ***U. kameroonensis*** Wedd.: Zaire, S. Lisowski 16982 (K); ***U. sandwiciensis*** Wedd.: Hawaiian Isl., Kauai, A. A. Heller 2605 (LE); Plants of Hawaii, Chamisso 273 (LE) и др. Urtica L. (18 видов из 45). См. по: Кравцова, Гельтман, 1994.

Lecantheae. Achudemia Blume (= *Pilea*, sect. Achudemia (Bl.) Chen). ***A. japonica*** Maxim.: Россия, Дальний Восток, заповедник «Кедровая падь». 4. 9. 1971. Н. Пробатова (VLA); Mandschuria, 18/30 VIII 1869, V. L. Komarov (LE). Elatostema Forst. ***E. acuminata*** (Poir.) Brongn.: Mt. Kinabalu, Sabah, W. L. Chew et J. H. Corner, RSNB NN 4022 et 6016 (LE); ***E. laetevirens*** Makino: Japan, T. Makino 119083; Japan, M. Togashi 7353 (LE); ***E. sessile*** Forst.: China, A. Henry 3266 (LE); ***E. stipulosum*** Hand.-Mazz.: China, Hunan, Li Zhen-yo et al. 371 (LE). Lecanthus Wedd. ***L. peduncularis*** (Royle) Wedd.: Mt. Kinabalu, Sabach, W. L. Chew et E. J. H. Corner, RSNB N 4024 (LE); Mt. Kinabalu, Eastern Shoulder, W. L. Chew et E. J. H. Corner 913 (LE); (= *L. wightii* Wedd.): Rungbce, Daijeehing, C. B. Clarke 5550 (LE); N. W. India, N. G. Royle (LE); и др. Pellionia Gaud. ***P. heyneana*** Wedd.: оранжереи БИН; ***P. scabra*** Wedd.: Hong Kong, S. Y. Hu 13115 et 9605 (LE). Pilea Lindl. ? ***P. angulata*** (Bl.) Bl.: S. China, Chen, S.-C. et al. 459 (LE); China Hunan, C. S. Fan et Y. Y. Li 580 (LE); ***P. boniana*** Gagnep.: оранжереи БИН, родина — Китай; ***P. fontana*** (Lunell) Rydb.: USA, Michigan, near Makinaw City, E. G. Voss 15172 (LE); ***P. hamaoi*** Makino: Россия, Дальний Восток, Никольско-Уссурийский уезд, близ д. Павловка И. Шишкин 1522 (LE); Дальний Восток, окр. г. Владивостока, И. А. Грудзинская (LE); ***P. hyalina*** Fenzl: Brazil, Rio de Janeiro, L. Ridel et Lushnat 1012 (LE); ***P. mongolica*** Wedd.: Дальний Восток, о. Попова, Т. Г. Буч (VLA); Ю. Приморье, окр. г. Владивостока, Т. Крестовская 287 (LE); Botanical Garden Tohoku University, Sendai, Japan; ***P. peploides*** (Gaud.) Hook. et Arn. Taiwan, T. Tanaka 1744 (LE); ***P. spruceana*** Wedd.: оранжереи БИН (родина — Перу); ? ***P. stipulosa*** Miq.: Japan, Kyushu, M. Togasi 1413; Japan, Nagasaki, Maximowicz 21 Sept.—3 Oct. 1863 (LE). Procris Juss. ***P. crenata*** C. B. Rob.: Seychelles, Nuwara-Eliya, monte Galaha, L. Bernardi 15834 (LE); ***P. laevigata*** Blume: Hong Kong, S. Y. Hu 12735 (LE).

Boehmerieae. Archiboehmeria C. J. Chen. ***A. atrata*** (Gagn.) C. J. Chen: Vietnam, Balansa 2499 (LE). Astrothalamus C. B. Robins. ***A. reticulatus*** (Wedd.) C. B. Robins.: N. Borneo, Cuandra, A1051 (K). Boehmeria Jacq. (17 видов из 50): ***B. aspera*** Wedd.: Peru, (May 1863), Pearce sn. (K); Colombia, Zarucchi et al. 6078 (K); ***B. biloba*** Wedd.: Bot. Gard. Tohoku Univ., Sendai, Japan; Japan, Faurie 2349 (K); Japan, Furuse 21687 (K); ***B. blumei***: Philipines, Luzon, Merrill 8278 (K); ***B. bullata*** Kunth subsp. *coriacea* (Killip) Friis et Wilmot-Dear: Ecuador, Andre K. 1687 (K); ***B. caudata*** Sw.: Brazil, St. Hilaire 99 (K); ***B. celtidifolia*** Kunth: Ecuador, Zak 1808 (K); ***B. clidemoides*** Miq.: China, Yung-Yun City, Lau S. K. 757 (LE); China, Henry, 12795 (K); Thailand, Suddce et al. 1089 (K); ***B. cylindrica*** (L.) Sw.: Cuba, Grudzinskaya 443 (LE); N. America, Rock River Valley, ex Hb. G. D. Swezey (LE); Canada, Montreal, F. Marie-Victorin 28 586 (LE); Paraguay, Fiebrig 6149 (K); ***B. holosericea*** Bl.: Bot. Gard. Tohoku University, Japan; ***B. lanceolata*** Ridley: Tonkin, Tsang 3045S (K); ***B. nivea*** (L.)

Gaud.: Japan, Faurie 6499 (K); (var. **concolor**) Japan, Furuse 42693 (K); Orto Bot. dell'Univ. Padova, Italia; (**B. nipono-nivea**) Japana, Kyoto, S. Masuda 96842 (LE); Bot. Gard. Tohoku University, Japan; **B. pavonii** Wedd.: Ecuador, Holm-Neilsen 21577 (K); Brazil, Glaziou 9591 (K); **B. platyphylla** D. Don: China, C. H. Wang et al. 1281 (LE); China, Chen Shao-chin et al. 67 (LE); **B. radiata** Burger: Guatemala, Smith 1869 (K); **B. ramiflora** Jacq.: Venesuela, Pittier 11280 (K); Ecuador, Berg 1261 (K); **B. tricuspis** (Hance) Makino: Hortus Bot. Pekinensis; Bot. Gard. Tohoku University, Japan; **B. zieboldiana** Bl.: Bot. Gard Tohoku Univ., Japan; Japan, Furuse 12034 (K). *Chamabainia* Wight. **C. cuspidata** Wight: India, E. Bengal, Hb. Griffith 4564 (LE); India, Darjelling, C. B. Clarke 35220 (LE). *Cypholophus* Wedd. **C. mollucanus** (Bl.) Miq.: N. Borneo, Mt. Kinabalu, W. L. Chew et al. 269 (LE); **C. rufescens** Wedd.: Java, ex Hb. Lugduno-Batavo (LE). *Debregeasia* Gaud. **D. velutina** Gaud.: India, Sikkim, Hb. Falconer 13610 (LE); **D. saeneb** (Forssk.) Hepper et Wood: India, Ran-gunga riv. Kumaon, R. Strachey, J. E. Winterbottom 14 (LE); **D. wallichiana** (Wedd.) Wedd. subsp. **wallichiana**: India, Sikkim, G. King 2024 (LE), subsp. **ceylanica** (Hook. f.) Wilmot-Dear: Ceylon, Thwaits 2201 (LE). *Leucosyke* Zoll. et Mor. **L. candidissima** Wedd.: Sumatra, H. O. Forbes 1467 (LE); **L. capitellata** Wedd.: N. Borneo, Mt. Kinabalu, W. L. Chew et al., RSNB 2583 (LE). *Maoutia* Wedd.: **M. diversifolia** Wedd.: Sumatra, H. S. Yates 2295 (LE); **M. puya** (Hook.) Wedd.: India, Sikkim, C. B. Clarke 36235 (LE). *Myriocarpa* Benth.: **M. longipes** Liebm.: Mexica, Alush Shiltom Ton 3794 (LE); **M. yzabalensis** (J. D. Smith) Killip: Barro Colorado Isl., Canal zone, E. Wetmore, Cebbe 14 (LE). *Neodistemon* Babu et A. N. Henry. **N. indicum** (Wedd.) Babu et A. N. Henry: Thailand, Kerr 4565 (K). *Neraudia* Gaud. **N. melastomaefolia** Gaud.: Hawaii, O-Wahu, Chamisso (LE). *Nothocnide* Blume. **N. melastomatifolia** (K. Sch.) Chew: New Guinea, Foseman et al. 9F45766 (K); **N. mollissima** (Bl.) Chew: Java, Jacobs 4801 (K). *Oreocnide* Miq. (incl. *Villebrunea* Gaud. ex Wedd. **O. integrifolia** (Gaud.) Miq.: India, Sikkim Himalaya, D. Smith 1191 (LE); **O. rubescens** (Bl.) Miq.: China, Yunnan, C.-W. Wang 81114 (LE). *Phenax* Wedd. **P. ballotaefolius** Wedd.: Bolivia, Yungas 475 (LE); **P. laevigatus** Wedd.: Argentina, J. Henera 358 (LE); **P. sonnerattii** (Poir.) Wedd.: Brasil, P. Carauta et al. 1553 (L). *Pipturus* Wedd. **P. asper** Wedd.: Philippines, Luzon, Elmer 8488 (LE); **P. arborescens** (Link) C. B. Robins.: Philippines, Luzon, H. H. Barthlett 14707 (LE); **P. argenteus** Wedd.: Queensland Hb., Tamborine Mt., C. T. White 12708 (LE); **P. kauaiensis** A. A. Heller: Hawaiian Isl., Kauai, A. A. Heller 2428 (LE). *Pouzolzia* Gaud. (incl. *Hyrtanadra* Miq. et *Memorialis* (Bennet) Buch.-Ham. ex Wedd.). **P. formicaria** (Wedd.) Wedd.: Peru, Arvalo 445 (K); **P. gaudichaudii** Leandri: Madagascar, Keraudren 1508 (K); **P. guineensis** Benth.: Abyssinia, Shimper 1433 (LE); **P. hirta** (Bl.) Hassk.: Hong-Kong, Wright, 6—8 IV 1853 (LE); China, Yunnan, C.-Wang 18456 (K); **P. mixta** Solms.: Ethiopia: de Wilde 7463 (K); **P. nudiflora** Willd. Friis et Wilmot-Dear: Venezuela, H. Pittier 13317 (MO); **P. occidentalis** (Liebm.) Wedd. var. **occidentalis**: Panama, W. L. Stern et al. 359 (LE); **P. parasitica** (Forssk.) Schweinf.: Tanzania: Lovett 1545 (K); **P. pentandra** (Roxb.) Ben. et Br. subsp. **pentandra**: India, Mooney 1522 (K); Bengal, Silijori, C. B. Clarke 26499 (LE); **P. poeppigiana** (Wedd.) Killip: Peru, Hb. Fischer N 3044; Peru, Mexia 8207 (K); **P. sanguinea** (Bl.) Merrill subsp. **sanguinea**: var. **sanguinea**: China, Tonkin, W. T. Tsang 30347 (LE); var. **fulgens** (Wedd.) Hara: India, Khasia, Rulton 21918 (LE); var **cinerascens** (Bl.) Wedd.: Sumatra: Jacobson s. n. (VIII 1924) (K); subsp. **elegans** (Wedd.) Friis et Wilmot-Dear: Taiwan, T. Tanaka, J. China 11183 (LE); **P. triandra** (Bl.) Bl.: Taiwan: Chao 648 (K); Ceylon, Thwaites 2187 (LE); **P. zeylanica** (L.) Benn. et Br.: India, Kashmir, N 23522 (LE); Sikkim, Himalaya, presented by Dr. Treutler, May 1875 (LE); Hong-Kong, Shiu Ying Hu 10416 (LE); India, Khasia, C. B. Clarke, 13 V 1886 (LE); Цейлон окр. г. Коломбо, 29 V 1908, А. Михельсон (LE). *Sarcochlamys* Gaud. **S. pulcherrima** Gaud.: Bhutan, Griersan et Long 1525a (K). *Touchardia* Gaud. **T. latifolia** Gaud.: Hawaii, Honolulu, O. Degener (LE).

Forsskaoleae. *Forsskaolea* L. **F. angustifolia** Retz.: Teneriffa, 1807, Hb. Mertens (LE); Botanical Garden, Mainz; **F. candida** L. f.: Namibrand: Karibib, 24 IV 1963, S. Seydel 3498 (LE); Plantae Schlechterianae, Austro-Africanae Regio occidentalis, N 11019, 5 IX 1897 (LE). *Droguetia* Gaud. **D. iners** (Forssk.) Schweinf. subsp. **iners**: Java, Zollingero 2185 (LE); subsp. **urticoides** (Wight) Friis et Wilmot-Dear: Peninsula India Orientalis, Hb. Wight N 2706 (LE). *Australina* Gaud. **A. pusilla** (Poir.) Gaud. subsp. **pusilla**: Australia, E. F. Constable 5468 (LE). *Didymodoxa* Wedd. **D. capensis** (L. f.) Friis et Wilmot-Dear: Herb. Fischer, Ecklon et Leyner (LE); **D. caffra** (Thunb.) Friis et Wilmot-Dear: Cape prov., Drege 1839 (LE).

Parietarieae. *Parietaria* L. Подрод *Parietaria*: **P. cretica** L.: Flora Graecum, Iovis Olympis Athenarum, Turcovini, 13 V 1884 (LE); **P. judaica** Strand.: Тифлис, Оверин, 6 / № (LE); Балкария, окр. Коннюма, 7 VIII 1927. Е. и Н. Буш; (= *P. diffusa* Mert. et Koch): Крым, Аю-Даг, Траншель 1903 (LE); Herb. Transcaucasicum, Tamara-Schloss, W. Massalsky, 1885—1886 (LE); Георгиевский монастырь, 9 VIII 1893, Коржинский (LE); (= *P. littoralis* Schchian): Аджаристан, 11 VI 1939 (LE); (= *P. caespitosa* Jarm. ex Schchian): Дагестан, Буйнакск, Гусейнов, 15 VII 1988 (LE); **P. officinalis** L.: окр. Новороссийска, 1 VII 1923, Пояркова (LE); Подрод *Freirea*: **P. alsinifolia** Delile: Иран, Бендер Аббис, 12 IV 1943, Щербиковский (LE); **P. floridana** Nutt.: Mexica, C. C. Parry et al., 1872 (LE); **P. micrantha** (Ledb.) Jarm.: Зап. Приуралье, ст. Губиха, 30 VII 1925, К. Игошина, З. Смирнова (LE); Ю. Осетия, Эрмани, 9 IX 1937, И. И. Абрамов (LE); **P. serbica** Panč: Узбекистан, Р. В. Камелин 1351 a (LE); Средняя Азия, горы Учколе-тау-Акташ, Р. В. Камелин 74 (LE). *Gesnouinia* Gaud. **G. arborea** Gaud.: ГБС (Москва). *Soleirolia* Gaud. **S. soleirolii** (Regel) Dandy: оранжереи БИН. *Hemistylus* Benth. **H. boehmerioides** Benth.: Guayaquil, Hartweg. 1843, Hb. Hookerianum N 696 (LE, K); Ecuador, Nordostl, Huigra, 445 (MO); Ecuador, Los Rios, L. Holm-Nielsen et al., 2796 (MO); Ecuador, Purchased, H. Eggers 15645 (K); **H. macrostachya** Wedd.: Venezuela, Bolivar, Henk van der Werff et R. Wingfield 7455 (MO). *Rousselia* Gaud. **R. humilis** (Sw.) Urb.: Cuba, Limones, Solidad 1 VII 1927, J. G. Jack (LE).

Moraceae. *Broussonetia*: **B. papyrifera** (L.) Vent Hortus Bot. Pekinensis; Nikitsky Bot. Garden, D. Graff 81 (LE); **B. kazinokii** Siebold: Bot. Gard. Tohoku Univ.; *Chlorophora*: **C. tinctoria** (L.) Benth. et Hook.: Timor, O. H. Forbes 3731 (LE); *Dorstenia*: **D. contrajerva** L.: оранжереи БИН; Hortus Bot. Coimbra, Portugal; France, Le Breuil., M. et M-me D. Girardon; **D. elata** Gagn.: Bot. Gardens, Glasgow; **D. indica** Wall.: Bot. Gardens, Glasgow; France, Le Breuil., M. et M-me D. Girardon; *Ficus* L. **F. elastica** L. (колл. Бот. Музея БИН); **F. erecta** L.

(колл. Бот. Музея БИН); ***F. insipida*** subsp. ***segoviae*** (Miq.) Carvajal: Mexica, T. Wendt 3523 (CHAPA (2)); ***F. padifolia*** Kunth subsp. ***padifolia***: Mexica, J. J. Guerrero 732 (LE); ***F. palmeri*** S. Watson: Mexica, J. M. Alcocer (ENCB); *Maclura*: ***M. cochinchinensis*** (Loureiro) Corner: ***M. pomifera*** (Rafinesque) C. Schneider: Bot. Gard. Sofia, ***M. tricuspidata*** Carrière: Hort. Bot. Pekinensis; *Morus* L. (Bot. Gard. Sofia): ***M. alba*** L., ***M. bombycis*** Koidzumi, ***M. nigra*** L., ***M. rubra*** L. ***Malvaceae*** (колл. Бот. Музея БИН): ***Alcea rosea*** L., ***Tiliaceae*** (колл. Бот. Музея БИН): ***Triumfetta bartramia*** L.; ***Rhamnaceae*** (колл. Бот. Музея БИН): ***Ceanotus azuleas*** Desf., ***Frangula alnus*** Mill., ***Hovenia dulcis*** Thunb., ***Rhamnus cathartica*** L., ***R. alaternus*** L., ***Ziziphus sinensis*** Lam. ***Elaeagnaceae*** (колл. Бот. Музея БИН): ***Elaeagnus angustifolia*** L., ***E. argentea*** Pursh, ***E. sativa*** Dippel, ***Hippophae rhamnoides*** L.

Анатомическое строение семенной кожуры исследовали с помощью светового микроскопа на поперечных срезах зрелых семян, а также на фрагментах семенной кожуры, отделенных от семени с помощью тонких игл, путем рассматривания слоев кожуры в плане. Препараты были приготовлены с помощью замораживающего микротома или по обычной методике парафиновых срезов. Часть их окрашена генциан-виолетом. Кутикулу выявляли с помощью обработки срезов суданом IV, а лигнин — флороглюцином с серной кислотой.

Поверхность семенной кожуры изучали с помощью СЭМ (JSM-35C) на ее фрагментах или на целом семени. При описании ее ультраскульптуры придерживались терминологии «Botanical Latin» (Stearn, 1973). В родах *Urtica*, *Hesperocnide*, *Obetia*, секции *Fleuria* рода *Laportea* (*Urticeae*), *Leucosyce*, *Maoutia*, *Oreocnide*, *Phenax*, *Sarcochlamys* (*Boehmerieae*), *Achudemia*, *Pilea* и *Pellionia* (*Lecantheae*) семенная кожура труднодоступна для наблюдения, так как она не отделяется или лишь частично отделяется от перикарпия. При расслаивании семенной кожуры можно было наблюдать структуру ее внутренних слоев — эндотесты и эндотегмена.

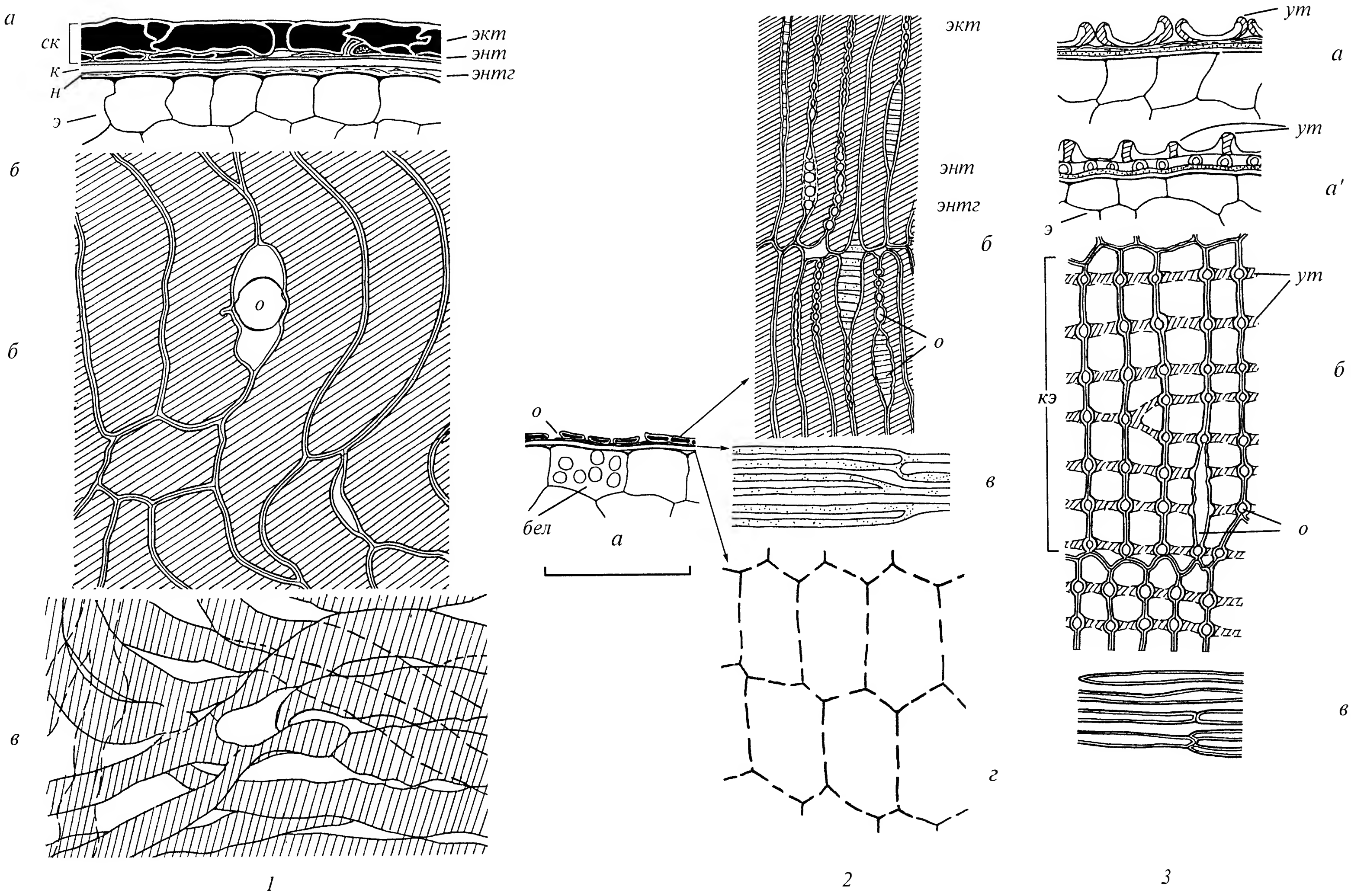
С использованием каждой методики обычно изучали 2—3 или более семян одного образца и по возможности несколько образцов каждого вида. Описания делали по наблюдениям латеральной стороны семени в его средней части.

Результаты

Анатомия семенной кожуры Urticaceae

Семенная кожура в сем. *Urticaceae* пленчатая, до 25 мкм толщ., сформирована обоими интегументами, 2—3-слойная, редко из 4 слоев клеток. Локализация танинов различна у триб и родов — в экзотесте, эндотегмене или в обоих слоях. **Экзотеста** образована удлиненными вдоль семени клетками (редко, у некоторых видов рода *Dendrocnide*, клетками различной формы и ориентации); в зрелом семени она представляет собой либо бесструктурную полупрозрачную пленку (иногда содержащую пластиды, по-видимому хлоропласты, и с различимыми границами клеток), либо сохраняет клеточную структуру, танинсодержащая, независимо от этого нередко перфорированная. **Эндотеста** (если присутствует в зрелом семени) представлена сжатой аэренхимой и состоит из более или менее рыхло расположенных клеток (различной формы в трибах), нередко с утолщенными и слабо лигнифицированными радиальными стенками (далее — РС). Редко (лишь в родах *Dendrocnide* и *Laportea*) имеются клетки с рафидами. **Эндотегмен** также является либо бесструктурным сильно сжатым слоем, но с различимыми с помощью СЭМ границами клеток, либо образован танинсодержащими клетками с более или менее выраженными утолщениями на РС в виде вертикальных тяжей. Клетки различаются у триб по форме, наличию или отсутствию ориентации и выраженности утолщений на РС.

Внутренняя поверхность семенной кожуры обычно слабо складчатая благодаря складкам эндосперма или подстилающей кутикулы, иногда ровная, в трибе *Urticeae* от ровной до складчатой. Кутикула, подстилающая семенную кожуру, у большинства видов тонкая, не более 1 мкм толщ., однако в некоторых родах трибы *Urticeae* она до 8 мкм толщ., наиболее толстая у *Dendrocnide*. Нуцеллус в зрелом семени представлен тонкой бесцветной бесструктурной пленкой из оболочек сжатых клеток. Лишь у не-


а
ск
к
н
э
экт
энт
энтг
б
б
о
в
1
о
бел
а
экт
энт
энтг
б
о
в
г
2
ут
а
ут
а'
э
кэ
ут
б
о
в
3

которых крупносемянных видов рода *Dendrocnide* он сохраняет клеточную структуру, лучше выраженную в складках кутикулы.

Наружная кутикула на поверхности семенной кожуры *Urtica dioica* не была найдена при ее изучении с помощью ТЭМ (Яковлева, Кравцова, 1999), что позволяет предположить, что она отсутствует у большинства представителей сем. *Urticaceae.*

Семенная кожура крапивных обычно сохраняет клеточную структуру и довольно разнообразна в пределах семейства (Kravtsova, 2001). Можно различить следующие ее типы и варианты.

Тип Urtica (рис. 1 и 5) — семенная кожура упрощенная экзотестально-эндотестальная, 3—4 слойная; экзотеста образована большей частью танинсодержащими клетками (рис. 1, *1б*, *2б*; 5, *1б—6б*), у *Girardinia* (рис. 1, *3б*) клетками без содержимого, с поперечными полукольцевыми утолщениями на оболочке; между смежными клетками обычно имеются отверстия. Клетки эндотесты (рис. 1, *1в—3в*; 5, *1в—6в*), в разной степени сжатой и рыхлой, узкие, иногда с отчетливыми отростками, вытянуты более или менее поперек семени и перпендикулярно клеткам экзотесты; они либо образуют довольно рыхлую сеть, либо расположены правильными поперечными рядами. Эндотегмен (рис. 1, *2г*; табл. I, *1*) тонкий и (за исключением некоторых *Dendrocnide*, рис. 5, *1*) бесструктурный, представлен большей частью коричневатой пленкой из оболочек сильно сжатых клеток. Варианты типа (их 3) различаются по наличию в экзотесте либо танинов, либо полукольцевых поперечных утолщений оболочки, а также по форме, содержимому и наличию или отсутствию ориентации клеток эндотесты.

Вариант **Dendrocnide** (рис. 1, *1* и 5, *1—3*): нет строгой ориентации клеток экзотесты и/или эндотесты, клетки эндотесты различаются иногда и по форме — от округлых и овальных до узких удлиненных в тангентальном направлении (*D. nervosa*, рис. 5, *1*). Эндотеста одно- или двухслойная, клетки большей частью таниновые, неправильной формы, образуют сеть, отдельные клетки нередко с рафидами (рис. 5, *4а*). Вариант **Urtica** (рис. 1, *2*; 5, *4—6*): клетки экзотесты и эндотесты ориентированы строго вдоль и поперек семени соответственно (во взаимно перпендикулярных направлениях), эндотеста однослойная, клетки большей частью не содержат танинов. Вариант **Girardinia** (рис. 1, *3*): сходен с вариантом Urtica, однако клетки экзотесты без танинов, с полукольцевыми поперечными утолщениями на внутренней тангенциальной стенке (далее — ВТС) и РС.

Тип Boehmeria (рис. 2 и 6) — семенная кожура упрощенная эндотестально-эндотегмальная, 3-слойная; экзотеста четко не выражена (рис. 2, *1б*, *2б*), представлена бесструктурной полупрозрачной пленкой, иногда с отверстиями; клетки эндотесты (рис. 2, *1в*, *2в*; 6) в основном неправильно-овальные до округлых и продолговатых, с неравномерно утолщенными и слабо лигнифицированными РС. Эндотегмен (рис 2, *1г*, *2г*; табл. I, *2*, *4—6*) образован полигональными танинсодержащими клетками в различной степени с утолщенными РС. Варианты типа (их 2) различаются по форме клеток эндотесты, наличию или отсутствию ориентации клеток в эндотегмене и по величине клеток в обоих слоях. Вариант **Boehmeria** (рис 2, *1*): клетки эндотесты большей частью неправильно-овальные до продолговатых, не менее 30 мкм в длину, клетки эндотегмена (табл. I, *4—6*) более или менее изодиаметрические, не ориентированы поперек семени. Вариант **Forsskaolea** (рис. 2, *2*): клетки эндотесты в основном округлые до овальных, не более 15(25) мкм в длину, клетки эндотегмена узкие, вытянутые поперек семени (табл. I, *2*).

Рис. 1. Семенная кожура типа Urtica.

1 — вариант Dendrocnide (*D. stimulans*), *2* — вариант Urtica (*Laporeta interrupta*), *3* — вариант Girardinia (*G. diversifolia*); *а* — семенная кожура на поперечном срезе, *а′* — на продольном срезе, *б* — экзотеста в плане, *в* — эндотеста в плане, *г* — эндотегмен в плане; *бел* — белок, *к* — кутикула, *кэ* — клетка экзотесты, *н* — нуцеллус, *о* — отверстие в экзотесте, *ск* — семенная кожура, *ут* — утолщения оболочки, *э* — эндосперм, *экт* — экзотеста, *энт* — эндотеста, *энтг* — эндотегмен; танины в полости клеток на срезах семенной кожуры показаны черным, при виде сверху — штрихами. Масштабная линейка — 0.05 мм.

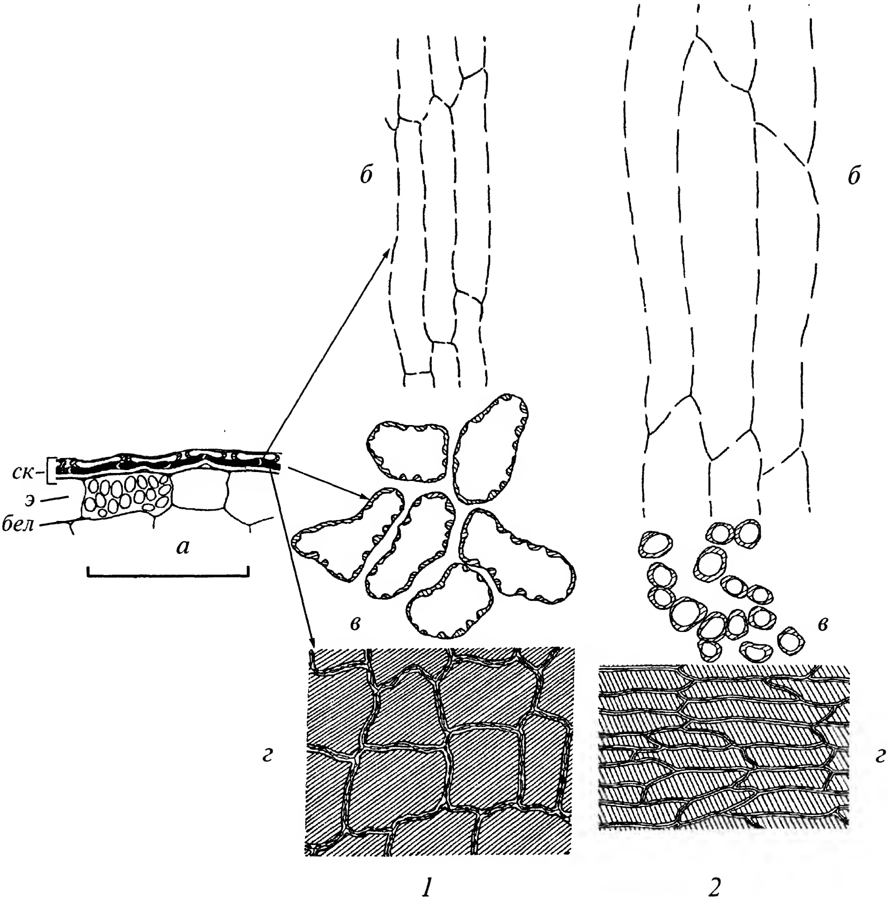


Рис. 2. Семенная кожура типа Boehmeria.

1 — вариант Boehmeria (*B. cylindrica*), *2* — вариант Forsskaolea (*F. angustifolia*). Обозначения и масштабная линейка те же, что и на рис. 1.

Тип Maoutia (рис. 3) — семенная кожура упрощенная экзотестально-эндотегмальная, 3-слойная с танинсодержащими экзотестой и эндотегменом, расслаивается на 2 этих слоя; экзотеста не отделяется от перикарпия. Эндотеста, образованная овальными клетками или довольно узкими и длинными клетками, вытянутыми поперек семени, часто практически неразличима. Варианты типа (их 2) различаются по форме клеток эндотесты и толщине их оболочек. Вариант **Maoutia** (рис. 3, *1*): клетки эндотесты (рис. 3, *1в*) узкие, вытянуты поперек семени, с тонкими оболочками, едва различимы. Клетки эндотегмена несколько различаются в трибах *Lecantheae* и *Boehmerieae*: в первой они крупнее (более 25 мкм дл.) и большей частью вытянуты поперек семени. Вариант **Oreocnide** (рис. 3, *2*): клетки эндотесты (рис. 3, *2в*) овальные, с тонкими или слабо и равномерно утолщенными РС. Вариант является промежуточным между этим типом и типом **Boehmeria**, от которого отличается танинсодержащей, неотделимой от перикарпия экзотестой и равномерно утолщенными оболочками клеток эндотесты.

Тип Parietaria (рис. 4, *1*) — семенная кожура упрощенная экзотестально-эндотегмальная, 2-слойная, экзотеста (рис. 4, *1б*) пленчатая (границы клеток различимы лишь с помощью СЭМ — см. далее) с большим количеством пластид, без отверстий, эндотеста не развита, эндотегмен из танинсодержащих, удлиненных поперек семени клеток (табл. I, *3*).

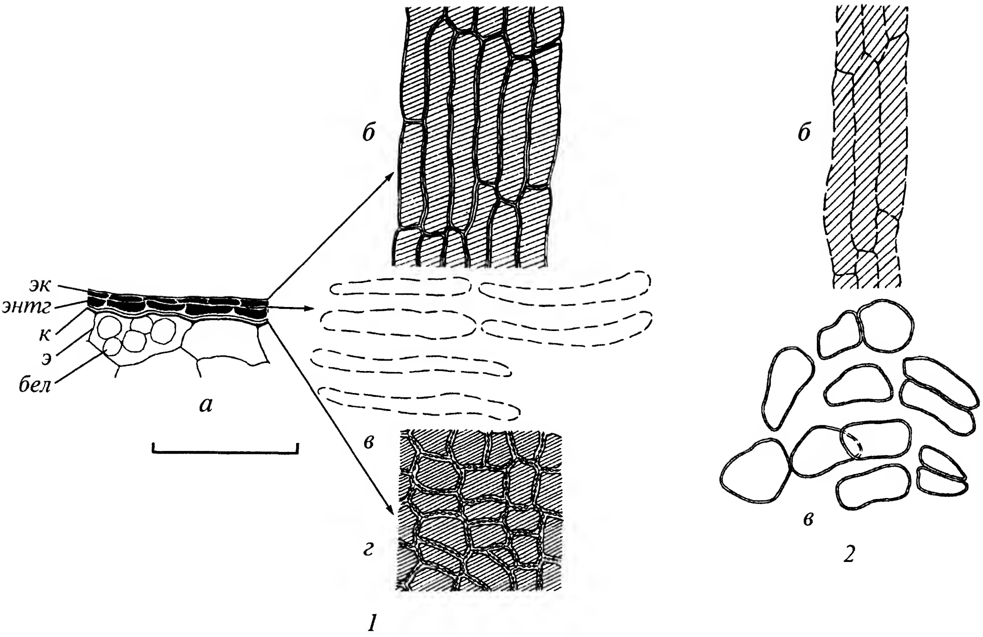


Рис. 3. Семенная кожура типа Maoutia.

1 — вариант Maoutia (*M. puya*), *2* — вариант Oreocnide (*O. integrifolia*). Обозначения и масштабная линейка те же, что на рис. 1.

Тип Touchardia (рис. 4, *2*) — семенная кожура упрощенная эндотестальная. Тип является промежуточным между типами 1 и 2, так как по строению эндотегмена имеется сходство с *Urtica*, а по строению двух наружных слоев — с *Boehmeria* (рис. 4, *2б*).

В роде *Gyrotaenia* семенная кожура бесструктурная, а в родах *Astrothalamus*, *Elatostema*, *Myriocarpa* и *Pellionia* приближается к таковой.

Ультраскульптура поверхности семенной кожуры Urticaceae

Ультраскульптура семенной кожуры в сем. *Urticaceae* является первичной (по терминологии W. Barthlott, 1981). Редко, в родах *Gesnouinia*, *Girardinia* и *Parietaria*, имеется также вторичная скульптура. У некоторых видов, например из рода *Dendrocnide* (табл. II, *1*), ультраскульптура поверхности семени не выражена, различимы лишь неясные отпечатки прилегающих склереид эндокарпия. Можно выделить следующие варианты ультраскульптуры семенной кожуры в этом семействе (табл. II, *2*—*19*):

Рассеянно-перфорированная (табл. II, 2) — с некрупными и нечастыми, рассеянными отверстиями, соответствующими межклетникам, в основном овальной формы. Встречается у некоторых видов рода *Dendrocnide*. *Прерывисто-струйчатая* (табл. II, *3*) — с узкими щелевидными, более или менее частыми отверстиями, создающими рисунок поверхности семени в виде прерывистых струй. Встречается в некоторых родах трибы *Urticeae*. *Узелково-мелкоребристая* (табл. II, *4а*, *б*) — с мелкими ребрами, образованными приподнятыми РС удлиненных клеток экзотесты, усеянными частыми утолщениями в виде узелков. Вторичная скульптура лестничная (табл. II, *4а*), обусловлена выступающими на внутренней тангенциальной стенке клеток экзотесты узкими параллельными клетками эндотесты. Характерен только для рода *Girardinia* (*Urticeae*). Сетчато-струйчатая (табл. II, *5*, *6*) — с более крупными, линейными и ланцет-

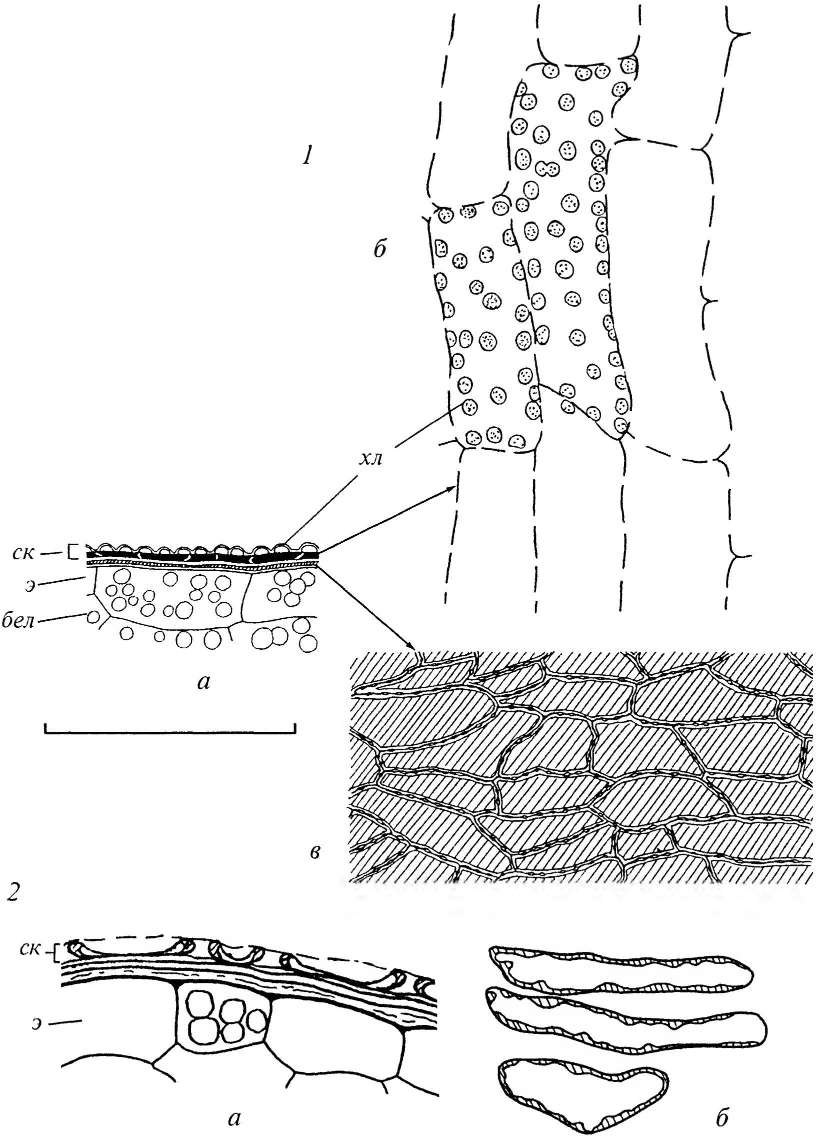


Рис. 4. Семенная кожура типов Parietaria (*P. judaica*) (*1*) и Touchardia (*T. latifolia*) (*2*).

1а, *2а* — семенная кожура на поперечном срезе, *1б* — экзотеста в плане, *1в* — эндотегмен в плане, *2б* — эндотеста в плане; *хл* — хлоропласты. Остальные обозначения и масштабная линейка те же, что на рис. 1.

ными отверстиями в экзотесте, благодаря чему на поверхности семени виден не только струйчатый рисунок экзотесты, но и сеть, образованная выступающими границами расположенных крест-накрест клеток двух наружных слоев. Встречается как в типе Urtica, например у некоторых *Dendrocnide* (табл. II, *5*), так и в типе Boehmeria, например у *Pouzolzia nudiflora* (табл. II, *6*). «Кружевная» (табл. II, *7*, *8*) — с крупными и широкими, большей частью широко-ланцетными отверстиями в экзотесте, занимающими значительную часть поверхности семени и нарушающими ее струйчатый рисунок. Встречается в некоторых родах трибы *Urticeae* — *Dendrocnide*, *Laportea*, *Urera*. Сетчатая (табл. II, *9*) образована выступающими РС клеток эндотесты, различимых сквозь тонкую пленку экзотесты. Встречается в некоторых родах триб *Boehmerieae*. Струйчато-сетчатая (табл. II, *10*) возникает в типах семенной кожуры Urtica и Маоutia благодаря выступающим РС узких, удлиненных вдоль семени клеток экзотесты, встречается в трибах *Lecantheae* и *Urticeae*. *Дважды-сетчатая* (табл. II, *11*) — на поверхности семени видна двойная сеть, образованная благодаря выступающим РС клеток экзо- и эндотесты или двух слоев эндотесты. Встречается в некоторых родах трибы *Boehmerieae*. *Кольчатая* (табл. II, *12*) — сквозь пленку экзотесты видны рассеянные мелкие плоские кольцеобразные клетки эндотесты. Встречается у *Forsskaolea* и *Droguetia* (*Forsskaoleae*). Сетчато-кольчатая (табл. II, *13*) — кроме кольцеобразных клеток эндотесты на поверхности семени видны границы клеток экзотесты. Встречается у *Australina* и *Didymodoxa* (*Forsskaoleae*). *Овально-кольчатая* (табл. II, *14*) — сквозь пленку экзотесты благодаря выступающим РС видны плоские овальные клетки эндотесты, разделенные более или менее крупными межклетниками. Встречается во многих родах трибы *Boehmerieae*. *Узелковая* (табл. II, *15*) — сквозь пленку экзотесты видны выступающие в виде узелков утолщения на РС клеток эндотесты. Встречается у некоторых видов рода *Pipturus* (*Boehmerieae*). *Зернистая* (табл. II, *16*) — поверхность семени усеяна многочисленными хлоропластами, содержащимися в пленчатой экзотесте. Встречается у видов рода *Parietaria*. *Слитно-зернистая* — многочисленные хлоропласты утолщаются и частично сливаются; описаны у *Soleirolia* (Кравцова, 1992). *Зернисто-сетчатая* (табл. II, *17*) — кроме зерен на поверхности семени видна сеть, образованная выступающими РС клеток экзотесты; зерна (хлоропласты) расположены преимущественно вдоль РС. Встречается у видов рода *Parietaria*. *Зернисто-струйчато-сетчатая* (табл. II, *18*) — сходна с предыдущим вариантом, однако клетки экзотесты значительно вытянуты вдоль семени, что определяет струйчатый характер скульптуры. Встречается у видов рода *Parietaria*. *Зернисто-неправильно-сетчатая* (табл. II, *19*) — в отличие от предыдущего варианта клетки экзотесты не узкие, их РС большей частью изогнутые и извилистые, хлоропласты сосредоточены в центре клеток, а не вдоль РС . Встречается у *Gesnouinia* и *Parietaria alsinifolia*.

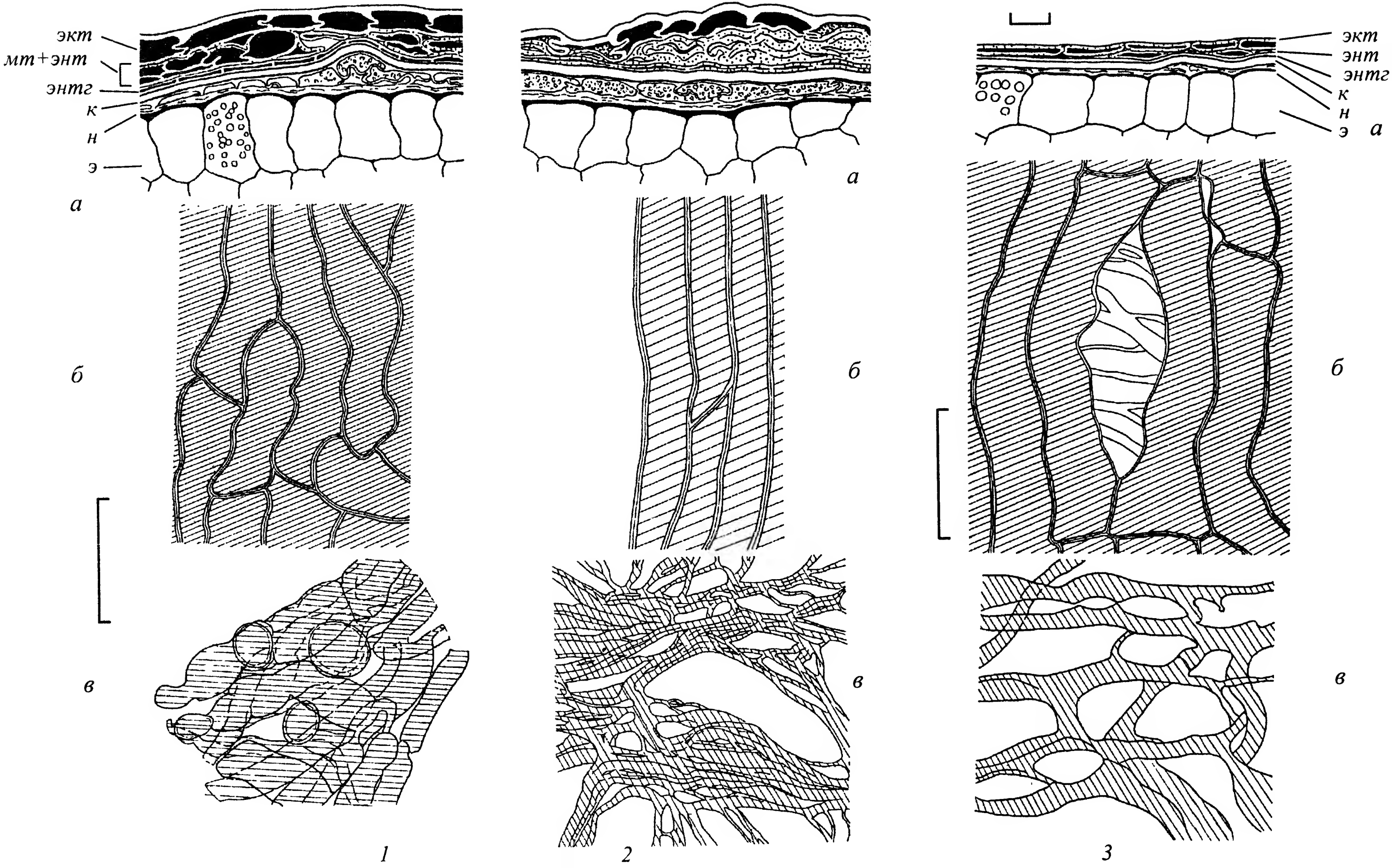
У многих видов ультраскульптура семенной кожуры значительно варьирует от верхушки семени к его основанию или от середины латеральных сторон к ребрам. При этом она может быть разных вариантов и переходной формы и меняться, например, от бесскульптурной к сетчатой и дважды сетчатой, со щелевидными отверстиями лишь в средней части семени или в его основании.

В пределах вида в клетках экзотесты может варьировать количество танинов и хлоропластов. Это определяет иногда различный цвет семенной кожуры у разных образцов. В других случаях такое варьирование влияет на характер поверхности семени. Например, у *Parietaria judaica* ультраскульптура семенной кожуры либо зернистая, либо зернисто-струйчато-сетчатая. Характер ультраскульптуры семенной кожуры может меняться в пределах вида, например у видов рода *Boehmeria* — в связи с различием у разных экземпляров величины клеток эндотесты и межклетников между ними.

Далее приводим характеристику строения семенной кожуры по трибам *Urticaceae*.

Триба *Urticeae*

Семенная кожура с одним танинсодержащим слоем (экзотестой) или двумя (экзо- и эндотестой), 3—4-слойная, типа **Urtica** (за исключением *Gyrotaenia*), обычно с различимой на срезах клеточной структурой лишь в экзотесте, с вариантами: Dendrocnide (некоторые виды рода *Dendrocnide*, рис. 5, *1—3*), Urtica (некоторые виды рода *Dendrocnide* (рис. 5, *4*, *5*), *Discocnide*, *Laportea*, *Nanocnide*, *Obetia*, *Urera*, *Urtica* и Girardinia (*Girardinia*). Экзотеста образована клетками со слегка утолщенной оболочкой, 20—170 мкм дл., 5—30 мкм шир., 1—20 мкм выс., большей частью танинсодержащими, реже почти пустыми или с пластидами (по-видимому, хлоропластами), у *Girardinia* — без содержимого. Количество танинов и степень уплощения клеток варьируют у родов и видов одного рода, нередко также в пределах одного семени в соседних клетках. Между смежными клетками обычно имеются более или менее крупные межклетники. Эндотеста в разной степени сжата, меньше у некоторых *Laportea* и *Girardinia*


экт
мт+энт
энтг
к
н
э
а
б
в
1
а
б
в
2
экт
энт
энтг
к
н
э
а
б
в
3

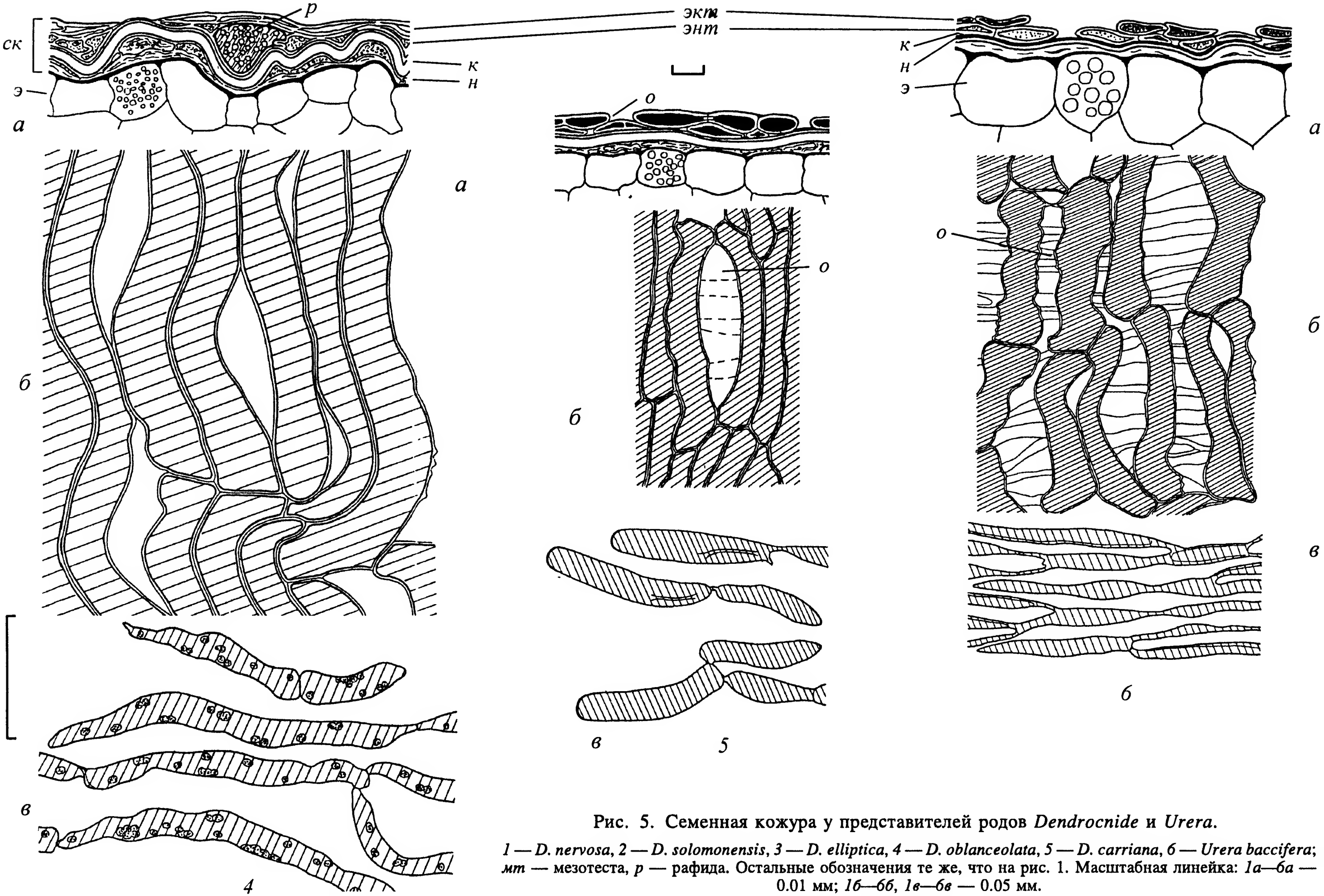


Рис. 5. Семенная кожура у представителей родов *Dendrocnide* и *Urera*.

1 — D. nervosa, *2 — D. solomonensis*, *3 — D. elliptica*, *4 — D. oblanceolata*, *5 — D. carriana*, *6 — Urera baccifera*; *мт* — мезотеста, *р* — рафида. Остальные обозначения те же, что на рис. 1. Масштабная линейка: *1а—6а* — 0.01 мм; *1б—6б*, *1в—6в* — 0.05 мм.

(рис. 1, *3а '*), у которых оболочка клеток заметно утолщена. Ее клетки содержат танины, пластиды или без содержимого; отростки клеток лучше развиты у некоторых *Dendrocnide*, *Urera* (рис. 5, *6в*) и *Laportea* (типовая секция). В роде *Dendrocnide* лучше всего выражены складки внутренней поверхности семенной кожуры, в них находятся клетки эндотесты, содержащие танины или рафиды (рис. 5, *4*), а с внутренней стороны кутикулы в наиболее крупных семенах сохраняются деформированные клетки нуцеллуса (рис. 5, *1*, *4*, *5*). Поверхность семени ровная или в разной степени бугорчатая благодаря складчатости эндосперма, к бугоркам поверхности приурочены наиболее крупные отверстия в экзотесте. В роде *Dendrocnide* они находятся в области складок эндосперма и складок кутикулы. Ультраскульптура семенной кожуры часто не выражена, появляется в основном благодаря отверстиям (сетчато-струйчатая, прерывисто-струйчатая, кружевная), реже благодаря приподнятым или трещиноватым РС клеток экзотесты (струйчато-сетчатая, узелково-мелкоребристая).

Семенная кожура, как и перикарпий (Кравцова, 2001б), наиболее разнообразна в роде *Dendrocnide*, в котором она двух вариантов. Семенная кожура и нуцеллус в разной степени редуцированы у видов (рис. 5, *1—5*, табл. 1), меньше — в крупных семенах (рис. 5, *1*, *2*). Семенная кожура варьирует по числу слоев, степени их развития (в том числе эндотегмена), содержанию танинов, наличию или отсутствию одинаковой ориентации клеток в обоих наружных слоях, величине и форме этих клеток, наличию или отсутствию рафид и отверстий в экзотесте, частоте, величине и форме последних. Виды *D. moroides* и *D. cordata* выделяются наиболее резкими различиями соседних клеток экзотесты по степени и направлению вытянутости. Различия между видами наблюдаются также по толщине и степени складчатости подстилающей кутикулы.

В других родах виды обычно различаются по величине клеток экзотесты (как и величине семян), содержанию в них танинов и пластид (по-видимому, хлоропластов), степени их уплощения и форме на поперечном срезе, по степени и форме перфорированности. В родах *Laportea* (типовая секция), *Urera* и *Urtica* имеются, кроме того, различия между видами по степени рыхлости эндотесты и степени развития у этих клеток отростков. Различия между родами по строению семенной кожуры не являются четкими, так как перекрываются внутриродовым варьированием, размах которого различен у родов.

Триба *Lecantheae*

Семенная кожура с двумя танинсодержащими слоями (экзотестой и эндотегменом) или одним (экзотестой), **Maoutia** типа, Maoutia варианта (*Pilea*) и упрощенная, сходная с вариантом Urtica (*Achudemia*, *Elatostema*, *Lecanthus*, *Pellionia*, *Procris*), отличающаяся от последнего менее вытянутыми клетками эндотесты. В родах *Elatostema* и *Pellionia* она приближается к бесструктурной. Экзотеста образована клетками 20—115 мкм дл., 5—25 мкм шир., от узких полигональных до неправильной формы с изогнутыми РС, большей частью танинсодержащими, сильно сжатыми. Иногда танины имеются лишь в отдельных рассеянных клетках (*Pellionia*) или отсутствуют. Эндотеста неразличима или состоит из мелких узких, но не очень длинных клеток, ориентированных поперек семени, обычно сильно разрозненных. Эндотегмен в большинстве родов (кроме *Pilea*) бесструктурный, у *Pilea* лучше развит в сравнительно крупных семенах (табл. I, *4*). Ультраскульптура семенной кожуры часто не выражена, иногда слабо струйчатая или струйчато-сетчатая благодаря приподнятой центральной части клеток или РС. Отверстия в экзотесте отсутствуют.

Триба *Boehmerieae*

Семенная кожура с двумя танинсодержащими слоями (экзотестой и эндотегменом) или одним (эндотегменом), редко без танинов, 3 типов (табл. 2) — **Maoutia**, с вариантами Maoutia (*Leucosyce*, *Maoutia*) и Oreocnide (*Oreocnide*, *Phenax*), **Boehmeria**, вари-

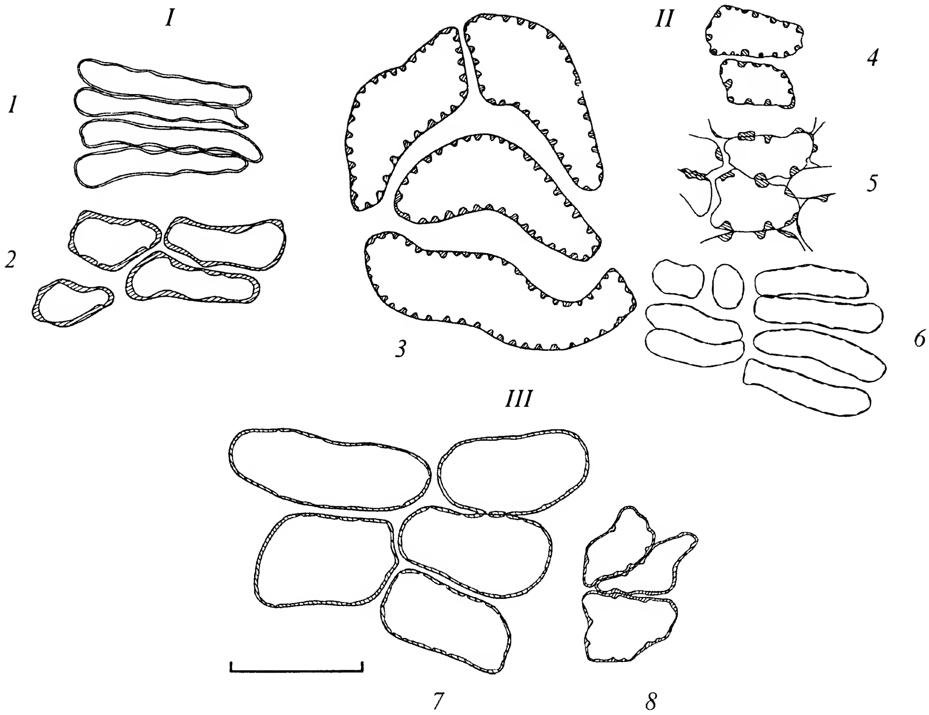


Рис. 6. Клетки эндотесты в трибе *Boehmerieae*.

I — утолщения радиальных клеточных стенок сплошные: *1* — *Pouzolzia sanguinea* subsp. *sanguinea*, *2* — *P. occidentalis* subsp. *occidentalis*. *II* — утолщения радиальных клеточных стенок прерывистые: *3* — *Boehmeria sieboldiana*, *4* — *Pouzolzia parasitica* (у верхушки семени), *5* — *Pipturus asper*, *6* — *Boehmeria nivea*. *III* — утолщения радиальных клеточных стенок смешанные в пределах клетки: *7* — *Boehmeria ramiflora*, *8* — *Pipturus argenteus*. Масштабная линейка — 0.05 мм.

ант Boehmeria (*Archiboehmeria*, *Boehmeria*, *Chamabainia*, *Cypholophus*, *Debregeasia*, *Neodistemon*, *Neraudia*, *Nothocnide*, *Pipturus*, *Pouzolzia*, *Sarcochlamys*) и **Touchardia** (*Touchardia*). У *Astrothalamus* и *Myriocarpa* она почти бесструктурная, у первого рода с различимым лишь эндотегменом, у второго — неправильно-овальными клетками эндотесты с очень слабо утолщенными РС. Экзотеста образована клетками (в зрелой кожуре большей частью неразличимыми) 25—165 мкм дл. и 5—20 (25) мкм шир., достигающими наибольшей величины в родах *Boehmeria* и *Pouzolzia*. У *Neodistemon*, *Touchardia* и некоторых представителей родов *Debregeasia*, *Phenax* и *Pouzolzia* они разделены межклетниками (отверстиями) хотя бы на некоторых участках семени. В типе Maoutia экзотеста иногда лишь с небольшим количеством танинов и не по всему семени, у *Phenax sonnerattii* она зеленоватая с хлоропластами.

Клетки эндотесты (рис. 2, *1в* и 6) обычно разнообразны в пределах семени по величине, форме и ориентации, особенно у некоторых видов рода *Pouzolzia*. Они в основном неправильно-овальные до узкоовальных, иногда линейные, часто с изогнутыми РС, большей частью вытянуты поперек семени, наиболее мелкие (до 30—35 мкм в дл.) у *Oreocnide* (рис. 3, *2в*), *Phenax* и некоторых видов рода *Pouzolzia*, наиболее крупные (до 120 мкм) у некоторых видов родов *Boehmeria* (рис. 6, *3*, *7*) и *Neraudia*. Утолщения РС этих клеток более значительные у верхушки семени, чем в основании. Форма утолщений РС является характерным признаком рода и вида (рис. 6, *1*—*8*; табл. 2). Утолщения либо сплошные — равномерные (рис. 3, *2в*) и неравномерные (рис. 6, *1*, *2*), либо прерывистые — четковидные (рис. 6, *3*), разреженно-четковидные (рис. 6, *4*), бисеровидные (рис. 6, *5*) или слабые прерывистые (рис. 6, *6*). У представителей 8 родов (табл. 2) утолщения РС смешанные в пределах клетки (рис. 2, *1в*; 6, *7*, *8*), образованы сочетанием 2 типов, например сплошных и четковидных. Роды и виды различны также по степени утолщения РС: утолщения довольно слабые (при этом равномерные или

ТАБЛИЦА 1

Строение семенной кожуры в роде *Dendrocnide*

Вид	Семенная кожура			Экзотеста		Эндотеста	Толщина кутикулы, мкм	Высота ребер, мкм
	толщина, мкм	внутренняя граница	отверстия в экзотесте	толщина клеток, мкм	ширина клеток, мкм			
Секция *Dendrocnide*								
D. elliptica	3—6	Слабо складчатая	Редкие	2—5	25—30	± Рыхлая сеть из нестрого ориентированных узких клеток	2.0—3.0	до 50
D. meyeniana f. *meyeniana*	3—8	Почти ровная	Крупные, линейные и ланцетные, частые	2—5	12—15	То же	2.5—3.0	80—100
D. oblanceolata	4—13	Сильно складчатая	Отсутствуют	2—8	12—15	Из нитевидных клеток, ориентированных поперек семени	2.5—3.0	до 30
D. stimulans	6—10(25)	Слабо складчатая	Мелкие, щелевидные и ланцетные, редкие, нерегулярные	4—20	(15)20—30	± Рыхлая сеть из нестрого ориентированных узких клеток	2.5—4.0	до 115
?*D. venosa*	5—8	Сильно складчатая	То же	1—3(8)	15—30	То же	5.0—8.0	до 65
Секция *Sarcopus*								
D. carriana	3—6(8)	Слабо складчатая	Крупные, линейные и ланцетные, частые	5—8	10—30	Из узких клеток, ориентированных поперек семени	2.5—4.0	—
D. cordata	5—8	То же	Мелкие, ланцетные или округлые в цепочках, редкие, нерегулярные	2—4	5—8	Не рыхлая, плохо различимая	2.5—5.0	~25, отдельные клетки
D. excelsa	8—20	Мелко складчатая	Мелкие, неправильной формы, частые, а также крупные участки без экзотесты	1—5(8)	8—20	± Рыхлая сеть из нестрого ориентированных узких клеток	2.5—6.0	—
D. harweyi	5—8	Почти ровная	Крупные, линейные и ланцетные до округлых, частые	3—7	6—14	Из узких клеток, ориентированных поперек семени	2.5—4.0	—

D. latifolia	5—8	Слабо складчатая	Мелкие, ланцетные, единичные	3—5	5—8	Б. м. рыхлая сеть из нестрого ориентированных узких клеток	2.5—5.0	До 255
D. moroides	2.5—8.0	То же	Мелкие, ланцетные или округлые в цепочках, редкие, нерегулярные	1—5	2—8	Не рыхлая, плохо различимая	2.0—3.0	—
D. nervosa	10—13	» »	Отсутствуют	4—10	18—30	Сеть из клеток различной формы и ориентации	2.5—3.0	До 65
D. peltata var. *peltata*	5—8	Складчатая	Крупные, линейные и ланцетные, частые	5—10	8—18	Из узких клеток, ориентированных поперек семени	1.5—2.0	—
D. sinuata	20—25	Ровная	Мелкие, редкие	8—13	18—25	Б. м. рыхлая сеть из нестрого ориентированных узких клеток	~1	До 290
D. solomonensis	10—13	Почти ровная	Отсутствуют	4—8	10—13	Сеть из нестрого ориентированных узких клеток, собранных в поперечные анастомозирующие тяжи	2.5—5.0	До 65
D. ternatensis	5—13	Складчатая	Некрупные, ланцетные, редкие, но регулярные	2—8	18—25	Из узких клеток, ориентированных поперек семени	2.5—5.0	~30, отдельные клетки
D. vitiensis	8—10	Слабо складчатая	Крупные, линейные и ланцетные, частые	2—5(8)	5—15	± Рыхлая сеть из нестрого ориентированных узких клеток	4.0—5.0	~30, складки нуцеллуса

ТАБЛИЦА 2

Строение семенной кожуры в трибах *Boehmerieae*, *Forsskaoleae* и *Parietarieae*

Род	Семенная кожура				Экзотеста			Эндотеста			Эндотегмен		
	тип, вариант	расслаивается или нет	толщина, мкм	ультраскульптура	перфорации	хлоропласты	танины	форма клеток	максимальная длина клеток, мкм	утолщения РС	толщина, мкм	максимальная длина клеток, мкм	танины
							Boehmerieae						
Archiboehmeria	B(B)	—	6—8	Неясно дважды сетчатая	—	—	—	Овальные, узкоовальные	45	Четковидные	2—6	50	+
Astrothalamus	Сходно с B(B)	—	2—4	Большей частью не выражена	—	—	—	—	—	—	1—3		+
Boehmeria	B(B)	—	ок. 5	Сетчатая, дважды сетчатая, неясно сетчатая, овально-кольчатая	—	—	—	От округло-полигональных до овальных и узкоовальных	50—120	Четковидные; смешанные (четковидные и сплошные); слабые прерывистые	2—5	30—85	+/±/—
Chamabainia	B(B)	—	10—13	Неясно дважды сетчатая до овально-кольчатой	—	—	—	Овальные, узкоовальные	60/75	Четковидные	5—10	30	+
Cypholophus	B(B)	—	2—4	Сетчатая или неясно дважды сетчатая до овально-кольчатой	—	—	—	То же	65/75	Разреженно-четковидные или смешанные	1—2	Неразл.	+
Debregeasia	B(B)	—	2—5	Овально-кольчатая или не выражена	(+)	—	—	» »	50/60	Смешанные или сплошные, слабые равномерные	1—3	50	+/±
Leucosyce	M(M)	+	10—13	Скрыта	—	—	+	Линейные		—	1—4	35	±
Maoutia	M(M)	+	10—18	»	—	—	+	» »	~50	—	1—4	25/40	+
Myriocarpa	B(B)	—	ок. 2.5	Неясно дважды сетчатая	—	—	—	Округлые и овальные	50	Слабые сплошные, почти равномерные	—	—	—
Neodistemon	B(B)	—	Ок. 5	Неясно-струйчатая	+	—	—	В основном узкоовальные	40	Смешанные	2—4	35	+

Neraudia	B(B)	—	Ок. 10	От неясно-струйчатой до овально-кольчатой	—	—	—	То же	100	Смешанные, у верхушки разреженно-четковидные	3—8	30	+
Nothocnide	B(B)	—	5—8	Сетчатая или дважды сетчатая	—	—	—	От округло-полигональных до овальных	40	Смешанные	2—5	30	±
Oreocnide	M(O)	+	3—8	Неясно дважды сетчатая или не выражена	—	?+	(+)	Овальные и узкоовальные	35/55	Сплошные, слабые равномерные	2—6	60	(+)
Phenax	M(O)	+	5—10	Неясно-сетчатая или не выражена	(+)	(+)	+	То же	30/40	Сплошные, слабые равномерные или слегка неравномерные	2—8	25/40	±
Pipturus	B(B)	—	2—5	Узелковая или неясно дважды сетчатая	—	—	—	От округло-полигональных до овальных и узкоовальных	60	Бисеровидные или смешанные	2—4	50—55	+
Pouzolzia	B(B)	—	3—10	Сетчатая, дважды и неясно сетчатая, овально-кольчатая, сетчато-струйчатая	(+)	—	—	То же	35/45/60	Сплошные, равномерные или неравномерные; смешанные: от сплошных слегка неравномерных до разреженно-четковидных	2—6	20—45	+/±
Sarcochlamys	B(B)	+	4—8	Неясно сетчатая	—	—	—	В основном узкоовальные	50	Сплошные, слабые равномерные	1—5	30	±
Touchardia	T	—	Ок. 5	Струйчато-сетчатая до овально-кольчатой	+	—	—	Узкоовальные и линейные	45	Сплошные, неравномерные, сходные с четковидными	—	—	—
						Forsskaoleae							
Australina	B(F)	—	Ок. 8	Сетчато-кольчатая	—	+	—	Округлые до овальных	15	Сплошные слегка неравномерные	2—8	65	+
Didymodoxa	(O-F)	—	Ок. 5	Овально-кольчатая	—	—	—	От округло-полигональных до овальных и узкоовальных	30(40)	Слабые равномерные	1—2(4)	65	+

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Род	Семенная кожура				Экзотеста			Эндотеста			Эндотегмен		
	тип, вариант	расслаивается или нет	толщина, мкм	ультраскульптура	перфорации	хлоропласты	танины	форма клеток	максимальная длина клеток, мкм	утолщения РС	толщина, мкм	максимальная длина клеток, мкм	танины
Droguetia	B(F)	—	5—8	Кольчатая	—	+	—	Округлые до овальных	15(20)	Сплошные неравномерные	3—8	65	+
Forsskaolea	B(F)	—	2—6	»	—	+	—	То же	10(15)	То же	2—4	40/50	+
						Parietarieae							
Gesnouinia	P	—		Зернисто-сетчатая	—	+	—	—	—	—	1.0—2.5	25	+
Parietaria	P	—	2—4	Зернистая, зернисто-струйчатая, зернисто-сетчатая	—	+	—	—	—	—	1.0—2.5	30	±
Soleirolia	P	—		Слитно-зернистая	—	+	—	—	—	—	1.0—2.5	30	+
Hemistylus	B(B)	—	5—6	От неясно-сетчатой и овально-кольчатой до сетчато-струйчатой	+	—	—	От округло-полигональных до овальных и узкоовальных	40(55)	Смешанные (сплошные и четковидные) или сплошные неравномерные	2—3	30	+/±
Rousselia	B(B)	—	5—6	Сетчато-струйчатая	+	—	—	То же		Сплошные неравномерные	2—3	25	±

Примечание. B, M, P, T — структурные типы семенной кожуры Boehmeria, Maoutia, Parietaria и Touchardia соответственно, (B, F, M, O) — варианты семенной кожуры Boehmeria, Forsskaolea, Maoutia, Oreocnide соответственно, + — наличие признака, (+) — наличие признака не у всех видов рода, — — отсутствие признака, ± — слабая выраженность признака слегка неравномерные) в родах *Oreocnide* (рис. 3, *2в*), *Phenax*, у некоторых видов родов *Boehmeria* (*B. nivea*, рис. 6, *4*), *Debregeasia* (*D. wallichiana*) и *Pouzolzia* (*P. sanguinea* subsp. *sanguinea*, рис. 6, *1*; *P. zeylanica*).

Эндотегмен до 10 мкм толщ., у большинства родов состоит из танинсодержащих клеток с более или менее утолщенными РС, утолщения нередко хорошо выражены, а внутренняя поверхность внутренней стенки в разной степени зернистая (табл. I, *5*, *6*). Лишь у *Touchardia* и *Myriocarpa* этот слой бесструктурный, у *Myriocarpa*, возможно, в связи с сильной общей редукцией семенной кожуры. Клетки 20—85 мкм дл., мелкие (до 25—35 мкм) у *Chamabainia*, *Neraudia*, *Nothocnide*, *Sarcochlamys* и некоторых видов родов *Boehmeria* и *Pouzolzia*, наиболее крупные у *Oreocnide*, *Pipturus* и некоторых видов рода *Boehmeria*. Они обычно полигональные с прямыми или слабо изогнутыми РС, слегка удлиненные в разных направлениях, в родах *Neodistemon*, *Neraudia* и *Oreocnide* часто неправильно-полигональные с изогнутыми РС, у *Chamabainia* большей частью узкие, неправильной формы, ориентированные вдоль семени. У некоторых видов родов *Maoutia*, *Nothocnide*, *Phenax* и *Pipturus* преобладают узкие, удлиненные поперек семени клетки. Роды и виды одного рода различаются по количеству содержащихся в эндотегмене танинов (в редких случаях они отсутствуют), их распределению в клетке и в пределах слоя. Наибольшее их количество найдено в эндотегмене *Chamabainia* и *Neraudia*.

Ультраскульптура семенной кожуры в основном выражена благодаря утолщенным РС клеток эндотесты, редко отверстиям в экзотесте. Обычно она от сетчатой и дважды сетчатой до овально-кольчатой, редко сетчато-струйчатая или узелковая. Отверстия в экзотесте редкие.

В некоторых родах (например, *Boehmeria* и *Pouzolzia*) строение семенной кожуры видоспецифично (рис. 6, *1—8*) или характерно для близких видов. Наблюдаются различия по величине клеток во всех слоях или в эндотесте, либо эндотегмене, форме клеток эндотесты и/или характеру утолщений их РС, иногда по наличию или отсутствию ориентированности этих клеток, по количеству танинов и толщине РС в эндотегмене или толщине обоих танинсодержащих слоев. Роды с однотипной семенной кожурой различаются по данному признаку нечетко.

Триба *Forsskaoleae*

Семенная кожура (табл. 2) во всех родах с одним танинсодержащим слоем (эндотегменом), **Boehmeria** типа, Forsskaolea варианта, у *Didymodoxa* промежуточная между вариантами Oreocnide и Forsskaolea. Экзотеста содержит небольшое количество хлоропластов, ее клеточная структура неразличима (*Forsskaolea*, *Droguetia*) или различима с поверхности семени с помощью СЭМ (*Australina*, *Didymodoxa*) (табл. II, *12*, *13*), клетки 30—80 мкм дл. и 7—17 мкм шир. Клетки эндотесты мелкие, у *Forsskaolea*, *Droguetia* и *Australina* (рис. 7, *1*; табл. 2) округлые до овальных, слегка угловатые, с неравномерно утолщенными РС, а у *Didymodoxa* (рис. 7, *2*) разнообразны по форме, со слабо и равномерно утолщенными РС. Эндотегмен в родах *Australina* (табл. I, *2*) и *Droguetia* с большим количеством танинов, у *Didymodoxa* и *Forsskaolea* он сильно уплощен. Лишь у *Droguetia* РС клеток эндотегмена снабжены отчетливыми утолщениями в виде вертикальных тяжей.

Ультраскульптура семенной кожуры выражена благодаря утолщенным РС клеток эндотесты или клеток двух наружных слоев. Она кольчатая, сетчато-кольчатая, овально-кольчатая. Отверстия в экзотесте отсутствуют.

Триба *Parietarieae*

Семенная кожура (табл. 2) с одним танинсодержащим слоем (эндотегменом), 2-х типов: **Parietaria** (*Gesnouinia*, *Soleirolia*, *Parietaria*) и **Boehmeria**, вариант Boehmeria (*Hemistylus*, *Rousselia*). Пленчатая экзотеста в первой группе родов содержит хлоро-

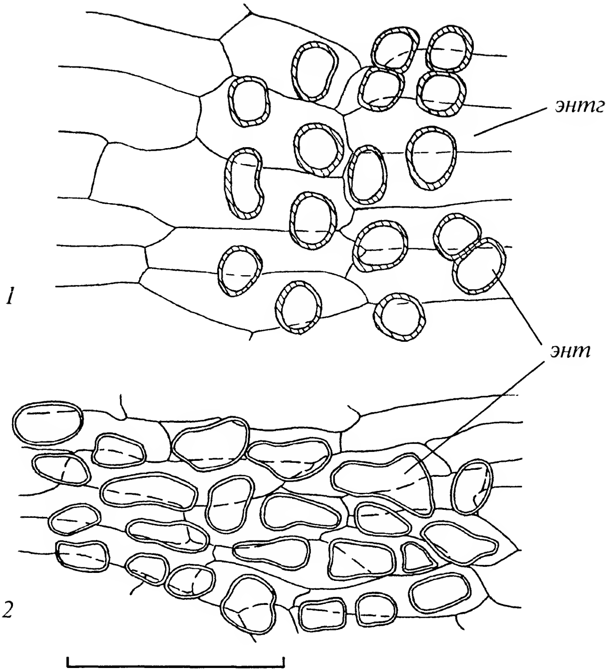


Рис. 7. Строение эндотесты и эндотегмена у представителей трибы *Forsskaoleae*.

1 — *Australina pusilla* subsp. *pusilla*, *2* — *Didymodoxa caffra*. Обозначения и масштабная линейка те же, что на рис. 1.

пласты и лишена отверстий, во второй — без хлоропластов, перфорирована. Ее клетки, иногда различимые с помощью СЭМ (табл. II, *17*, *19*), 20—75 мкм дл., 4—30 мкм шир., либо узкие полигональные (большинство видов рода *Parietaria*), либо неправильной формы с изогнутыми и извилистыми РС (*Gesnouinia* и *Parietaria alsinifolia*). Эндотеста развита лишь в родах *Hemistylus* и *Rousselia* (табл. 2), ее клетки с неравномерно утолщенными и лигнифицированными РС. Эндотегмен у *Gesnouinia*, *Parietaria* и *Soleirolia* образован узкими клетками, большей частью удлиненными поперек семени, у *Parietaria* неправильно-полигональными и островатыми (табл. I, *3*), а у *Hemistylus* и *Rousselia* — не узкими полигональными клетками (Кравцова, 1992); РС клеток у *Parietaria* и *Soleirolia* тонкие. В других родах заметно утолщены.

Ультраскульптура семенной кожуры выражена благодаря слегка приподнятым РС клеток экзотесты и/или содержанию в них хлоропластов (зернистая, зернисто-сетчатая, слитно-зернистая) или благодаря приподнятым РС клеток эндотесты и наличию отверстий (овально-кольчатая, сетчато-струйчатая). Отверстия в экзотесте иногда имеются.

Строение семенной кожуры у представителей сем. Moraceae

У представителей 6 изученных мелкосемянных родов тутовых строение семенной кожуры сходно с описанными для *Urticaceae* типами — Maoutia (*Broussonetia*, *Morus*), Urtica (*Maclura pomifera*, *Chlorophora*, *Ficus*) или Boehmeria (некоторые виды рода *Dorstenia*). У *Dorstenia* семенная кожура различна в пределах рода: у одних видов сходна с типом Urtica (*D. elata*), у других — с типом Boehmeria вариант Boehmeria (*D. contrajerva*, *D. indica*). Семенная кожура *Ficus* имеет черты сходства с вариантом Dendrocnide типа Urtica, однако в эндотесте лучше развита сеть типа лучевой паренхимы (актиненхимы) из плохо различимых узких клеток, вероятно ветвящихся. Эндотегмен в зрелых семенах может быть неразличим (*Maclura*), хорошо (*Broussonetia*) или слабо развит (*Ficus*), иногда значительно различается по степени развития в пределах рода (*Dorstenia, Morus*). Удлиненные вдоль семени клетки экзотесты часто хорошо различимы с поверхности семени благодаря утолщенным PC и небольшому содержанию танинов, как, например, у *Maclura* (табл. III, *1*), некоторых видов родов *Broussonetia* (*B. kazinoki*) и *Morus* (*M. nigra* (табл. III, *2*), *M. alba*). Ультраскульптура семенной кожуры в этом случае струйчатая, сетчато-струйчатая, волнисто-струйчатая и турбулентно-струйчатая. Реже клетки экзотесты неразличимы с поверхности семени и ультраскульптура семенной кожуры не выражена (например, у *Broussonetia papyrifera, Morus bombycis, M. rubra, Dorstenia contrajerva*). В пределах рода отверстия в семенной кожуре могут как присутствовать, так и отсутствовать в зависимости от вида. Основные отличия семенной кожуры *Moraceae* от типичной для *Urticaceae* следующие: 1) клетки экзотесты часто с более утолщенными PC, иногда лигнифицированными (*Broussonetia*); 2) на одном семени клетки эндотесты обычно более разнообразны по форме (от овальных до узких линейных), лигнифицированы и образуют довольно густую сеть (табл. III, *3*); у *Ficus* сеть сходна с actinenchyma. Хорошо развитая тестальная аэренхима найдена нами также у *Pourouma bicolor* из сем. *Cecropiaceae* (табл. III, *4*); 3) эндотегмен иногда лигнифицирован.

Особенности строения семенной кожуры у представителей Malvales, Rhamnales и Elaeagnales

Семенная кожура в данных группах дифференцирована и довольно хорошо изучена, что отражено в многотомной сводке по анатомии семян под редакцией А. Л. Тахтаджяна (Вовк, 1992; Вышенская, 1992, 2000; Плиско, 1992; Шабес, Морозова, 2000). Принимая во внимание это обстоятельство, мы для сравнительных целей исследовали в этих семействах у небольшого числа видов по той же методике, что и в *Urticaceae*, лишь такие характерные черты семенной кожуры, как особенности эндотегмена и аэренхиму. Развитый эндотегмен с характерными утолщениями на PC клеток обнаружен у выбранных видов *Malvaceae* (*Alcea rosea*) и *Tiliaceae* (*Triumfetta bartramia*), изученных прежде E. J. H. Corner (1976) с помощью светового микроскопа. У *Triumfetta bartramia* (табл. I, *7*) эти утолщения сходны с теми, что мы нашли у *Urticaceae*; они имеют вид тонких вертикальных тяжей, по-разному развиты на разных участках семенной кожуры. В сем. *Rhamnaceae* хорошо развитый танинсодержащий эндотегмен, сходный с эндотегменом *Urticaceae*, найден лишь у видов рода *Rhamnus* (табл. I, *8*). В других родах он слабо развит или практически неразличим. У *Ziziphus sinensis* эндотегмен образован сильно сжатыми клетками с неравномерно утолщенными радиальными стенками. Их наружная стенка утолщена и при расслаивании семенной кожуры не отделяется от клеток, как и у изученных представителей сем. *Elaeagnaceae*. *Elaeagnaceae* дальше, чем *Rhamnaceae*, отклонились от *Malvaceae* по строению эндотегмена, так как радиальные стенки клеток этого слоя утолщены равномерно.

Обсуждение

Значение признаков строения семенной кожуры для систематики семейства Urticaceae

Приведенные выше результаты исследования свидетельствуют о том, что строение семенной кожуры в сем. *Urticaceae* согласуется с системой семейства, разработанной Weddell (1856—1857). Для каждой трибы характерен свой тип или вариант семенной кожуры: для *Urticeae* — тип Urtica, для *Boehmerieae* — вариант Boehmeria типа Boehmeria, для *Forsskaoleae* — вариант Forsskaolea этого типа, для *Parietarieae* — тип Parietaria. Тип Maoutia, однако, характерен не только для трибы *Lecantheae*, но встречается также у нескольких родов трибы *Boehmerieae*. Таким образом, имеется некоторая мозаичность в распределении признаков семенной кожуры внутри семейства, что свойственно большинству других признаков, используемых в его систематике (Friis, 1989).

Основными признаками семенной кожуры, имеющими значение для систематики рассматриваемого семейства, являются число слоев, степень их редукции, наличие, место локализации и количество танинов, наличие или отсутствие в экзотесте хлоропластов, форма и величина клеток в двух внутренних слоях, а также характер утолщений их радиальных стенок, наличие или отсутствие вытянутости в одном направлении клеток эндотегмена. Важными признаками являются также наличие или отсутствие отверстий в экзотесте, их величина и форма.

Для систематики трибы *Urticeae* важны, кроме того, признаки наличия или отсутствия рафид, а в 2 наружных слоях — клеток, удлиненных строго во взаимно перпендикулярных направлениях, форма клеток экзотесты на поперечном срезе, количество в этих клетках пластид, наличие или отсутствие в их оболочке поперечных полукольцевых утолщений, толщина и складчатость кутикулы. В большинстве родов строение семенной кожуры однообразно — Urtica тип и Urtica вариант. В пределах этого варианта наблюдаются различия по количеству танинов и пластид в семенной кожуре, степени ее перфорированности и степени рыхлости эндотесты.

В роде *Nanocnide* строение семенной кожуры видоспецифично, как нередко и в родах *Dendrocnide* и *Laportea* (в типовой секции). В родах же *Urera*, *Urtica* и секции *Fleurya* рода *Laportea* различия в структуре СК, в том числе связанные с частотой, величиной и формой перфораций, менее четкие.

Результаты сравнительного изучения семенной кожуры в трибе *Urticeae* в основном согласуются с выводами по строению перикарпия (Кравцова, 1997, 2001б). По особенностям строения семенной кожуры в ней выделяются роды *Girardinia* (особый вариант типа Urtica) и *Gyrotaenia* (бесструктурная семенная кожура). Сильная перфорированность семенной кожуры, придающая ее поверхности сетчато-струйчатую или кружевную ультраскульптуру, является общим признаком родов *Dendrocnide*, *Urera* и типовой секции рода *Laportea*, что указывает на их близкое родство. Род *Dendrocnide* и типовую секцию рода *Laportea* сближает, кроме того, присутствие в семенной кожуре некоторых их видов рафид оксалата кальция. Секция *Fleurya* рода *Laportea* ближе к другой группе родов — *Urtica*, *Obetia* и *Nanocnide*, чем к секции *Laportea*. Благодаря наличию в экзотесте *L. macrostachya* не танинов, а многочисленных хлоропластов этот вид, выделенный Maximowicz (1877) в род *Sceptrocnide*, занимает обособленное положение в роде *Laportea*. Однако по признакам перикарпия он слабо отличается от других видов секции.

В трибе *Lecantheae* по строению семенной кожуры, как и перикарпия (Кравцова, 2002), выделяется род *Pilea*, который, однако, не обособлен в ней по макроморфологическим признакам (Weddell, 1856—1857, 1869). В этом роде наличие или отсутствие хорошо развитого танинсодержащего эндотегмена и степень его редукции могут служить диагностическим признаком для групп видов.

В трибе *Boehmerieae* по строению семенной кожуры можно различить 4 группы родов, не соответствующие подтрибам Weddell (1856—1857). Это: 1) *Leucosyce* и *Maoutia* с кожурой типа Maoutia (неотделяющейся от перикарпия, с танинами в наружном и внутреннем слоях); 2) большинство родов с кожурой типа Boehmeria (отделяющейся от перикарпия, с танинами только в эндотегмене); 3) *Oreocnide* и *Phenax* с промежуточным строением семенной кожуры между двумя первыми типами и 4) *Touchardia* с кожурой типа Touchardia. Роды *Astrothalamus* и *Myriocarpa* можно отнести к группе 2 лишь условно, так как их семенная кожура сильно редуцирована.

Роды *Leucosyce* и *Maoutia* обособлены в трибе и по другим признакам строения плода и цветка (Кравцова, 2001а) — особый тип перикарпия, своеобразная морфология плода и форма рыльца, сильная редукция или отсутствие околоцветника. Возможно, они заслуживают выделения в отдельный надродовой таксон (подтрибу). Наши данные по строению семенной кожуры указывают на близость родов *Oreocnide* и *Phe-*

пах, что не было обнаружено при исследовании их перикарпия (Кравцова, 2001a). Проблематичный род *Myriocarpa*, не соответствующий трибе бемериевых по васкулярной анатомии завязи (Кравцова, 2001a), строению древесины и листа (Bigalke, 1933, по: Bonsen, ter Welle, 1984), обнаруживает с ней сходство по структуре семенной кожуры. Однако семенная кожура редуцирована, эндотегмен бесструктурный, что не позволяет использовать данный признак для определения места рода *Myriocarpa* в системе семейства. В отношении рода *Touchardia* наши данные показывают скорее его аномальность, а не принадлежность к той или иной трибе. Сходным образом, по строению пыльцевых зерен (Sorsa, Huttunen, 1975) этот род нельзя отнести ни к *Boehmerieae* (Weddell, 1856—1857), ни к *Lecantheae* (Weddell, 1854).

Роды 2-й группы различаются по набору и встречаемости форм утолщений РС клеток эндотесты. Кроме того, *Chamabainia* и *Neraudia* выделяются в ней сравнительно слабо уплощенными клетками эндотегмена, содержащими наибольшее количество танинов (табл. 2). Структура клеток эндотесты, определяющая микроморфологию семенной кожуры, а также клеток эндотегмена позволяют диагностировать отдельные виды и группы близких видов в родах *Boehmeria*, *Cypholophus*, *Pipturus* и *Pouzolzia*.

Полученные результаты не подтверждают деление трибы *Forsskaoleae* на подтрибы *Forsskaolinae* и *Australininae* (Weddell, 1856—1857, 1869; Friis, Wilmot-Dear, 1988). Их разделяет лишь признак присутствия (*Australina*, *Didymodoxa*) или отсутствия (*Forsskaolea*, *Droguetia*) сетчатости в ультраскульптуре семенной кожуры. По строению семенной кожуры, как и перикарпия (Кравцова, 2000), в трибе выделяется род *Didymodoxa*. Он сходен больше с родом *Oreocnide* из трибы *Boehmerieae*, чем с другими родами форсскалиевых. Однако особенности строения эндотегмена, состоящего из узких, ориентированных поперек семени клеток, сближают этот род также с трибой *Forsskaoleae*.

Обнаружена неоднородность трибы *Parietarieae*: роды *Hemistylus* и *Rousselia* по строению семенной кожуры, как и перикарпия (Кравцова, 1992), сходны с родом *Pouzolzia* из трибы бемериевых, тогда как роды *Parietaria*, *Gesnouinia* и *Soleirolia* имеют свойственное только данной трибе строение семенной кожуры (тип Parietaria) и перикарпия. Таким образом, подтверждается правомерность выделения данной трибы (однако, в меньшем составе), что подвергалось сомнению Friis (1989).

Интересно, что Черник (1982), обнаружив значительные различия в строении семенной кожуры *Ulmaceae* и *Celtidaceae*, придавал им ранг межсемейственных. Наши результаты показывают, что такого рода различия можно наблюдать в пределах одного семейства, например *Urticaceae*.

Эволюция семенной кожуры в семействе Urticaceae

Отмеченная С. С. Berg (1983) для сем. *Urticaceae* тенденция — от крупносемянности к мелкосемянности — сопровождалась все большей редукцией семенной кожуры. Отсутствие наружной кутикулы способствовало тому, что в некоторых родах кожура стала неотделимой от перикарпия. Трансформация семенной кожуры происходила посредством редукции разных слоев в нескольких направлениях (рис. 8): редукция эндотегмена и в меньшей степени эндотесты (тип Urtica), эндотесты (тип Maoutia), экзотесты (тип Boehmeria), или как экзо-, так и эндотесты с одновременным появлением в наружном слое многочисленных хлоропластов (тип Parietaria). Эти направления в основном соответствуют 3 главным филогенетическим ветвям в сем. *Urticaceae*, отмеченным Friis (1989) и 5 трибам. В пользу вторичности семенной кожуры типа Parietaria и варианта Forsskaolea и их происхождении от варианта Boehmeria одноименного типа говорят появление в эндотегмене узких клеток, ориентированных в одном направлении, многочисленных хлоропластов в экзотесте и редукция эндотесты.

В противоположность Takaso и Tobe (1990), полагающих, что просветы между клетками экзотесты являются архаичной чертой всех *Urticales*, мы считаем этот признак в сем. *Urticaceae* апоморфным, развившимся независимо в разных трибах на

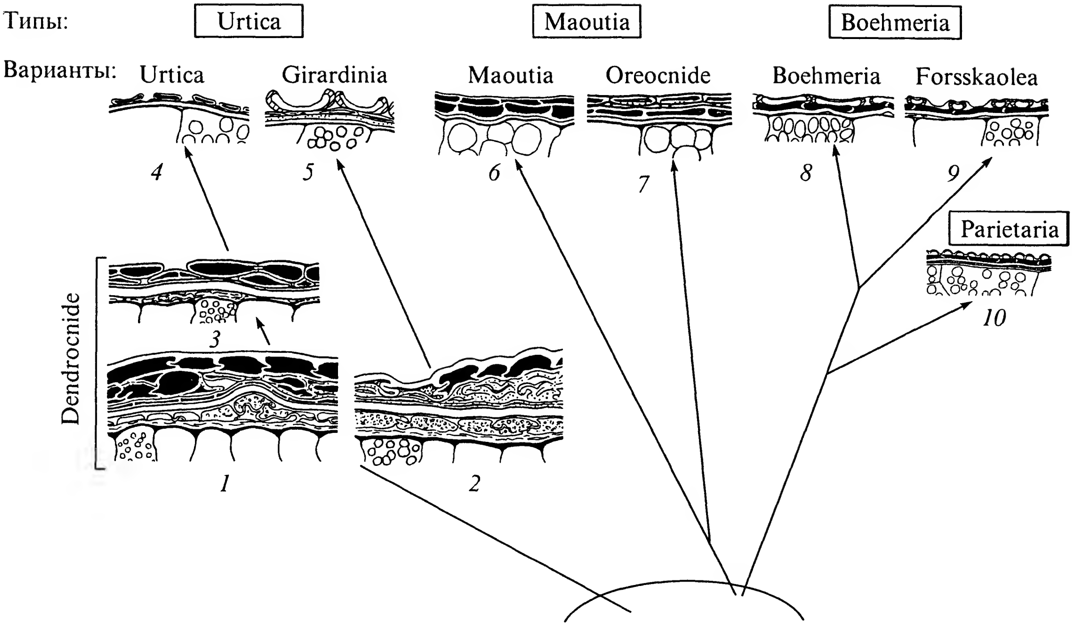


Рис. 8. Возможные направления эволюции семенной кожуры в сем. *Urticaceae*.

1 — Dendrocnide nervosa, 2 — D. solomonensis, 3 — D. carriana, 4 — Laportea interrupta, 5 — Girardinia diversifolia, 6 — Maoutia puya, 7 — Oreocnide integrifolia, 8 — Boehmeria cylindrica, 9 — Forsskaolea angustifolia, 10 — Parietaria judaica.

основе различных структурных типов семенной кожуры и, по-видимому, пришедшим на смену устьицам предковых форм. В пользу этого говорит тот факт, что наименее редуцированная семенная кожура сравнительно крупных семян некоторых *Dendrocnide* не имеет отверстий или они очень мелкие. У одного из таких видов — *D. stimulans* обнаружены мелкие (около 15 мкм в диам.) отверстия правильной округлой формы (рис. 1, *1б*; табл. II, *1* — фрагмент выделен и увеличен). Похожие на устьица структуры найдены с помощью СЭМ также в экзотесте *Maclura cochinchinensis* (табл. III, *1*), *Morus nigra* (табл. III, 2) и *Myrianthus serratus*. Появление отверстий в упрощенной семенной кожуре крапивных, возможно, было обусловлено сохранением у них физиологических особенностей семян предковых форм, имеющих в семенной кожуре устьица. Полученные нами результаты согласуются с данными Н. В. Цингер (1958), которая полагает, что при исчезновении устьиц, которые могли бы быть использованы в качестве путей проникновения воды при набухании, они замещаются в разных группах покрытосемянных другими, заново образующимися отверстиями.

Takaso и Tobe (1990) предположили, что отверстия в семенной кожуре *Urticales* имеют те же функции, что и устьица: проведение воздуха для газообмена и воды для более легкой абсорбции. Нами установлено (Кравцова, 1993), что у *Urtica dioica* эти отверстия могут служить для газообмена в семенной кожуре развивающегося семени. Они появляются на раннем этапе его развития (зародыш на стадии торпеды), когда между семенем и стенкой завязи имеется воздушная полость, а в семенной кожуре развивается тестальная аэренхима и присутствуют хлоропласты. На определенную роль отверстий в поглощении воды указывает расположение в семенах со складчатым эндоспермом у *Dendrocnide moroides* и *Urtica morifolia* наиболее крупных отверстий семенной кожуры, как и гидроцитов перикарпия, над бугорками (складками эндосперма), через которые, по-видимому, происходит поступление воды.

Для определения направлений эволюции семенной кожуры в трибах были использованы разработанные схемы эволюционной трансформации плода (Кравцова, 2001а,б). В трибе *Urticeae* параллельно с уменьшением размеров плода, развитием его дополнительного покрова из околоцветника и формированием перикарпия типа и варианта Urtica с гидроцитами в двух наружных слоях в семенной кожуре происходили редукция слоев (особенно эндотегмена и тестальной аэренхимы), уменьшение в них танинов (и, возможно, увеличение количества хлоропластов), переход от сетчатой структуры эндотесты к более упорядоченной, с клетками, ориентированными строго поперек семени и перпендикулярно клеткам экзотесты (рис. 8, *1* → *4*). Такая структура придает, по мнению Takaso и Tobe (1990), семенной кожуре механическую прочность. Одновременно в сравнительно крупных и широких семенах видов *Dendrocnide*, *Laportea* и *Urera* появились крупные и частые отверстия в экзотесте, в более мелких семенах других родов при тесном смыкании семенной кожуры с перикарпием величина отверстий уменьшилась. Перфорированная семенная кожура, имеющая определенную ультраскульптуру поверхности, является вторичной. Наиболее значительные изменения произошли в семенной кожуре в роде *Dendrocnide*, в пределах которого можно видеть переход от архаичной семенной кожуры варианта Dendrocnide к продвинутому варианту Urtica (рис. 8, *1* → *3*). Своеобразный вариант семенной кожуры Girardinia сформировался параллельно с особым типом перикарпия в этом роде (рис. 8, *2* → *5*).

В трибе *Boehmerieae* одновременно с развитием структурированного дополнительного покрова плода и трансформацией перикарпия семенная кожура в некоторых родах (иногда у части видов) перфорировалась, а эндотеста подвергалась редукции: ее клетки становились мелкими, со слабо утолщенными и нелигнифицированными радиальными стенками. Прерывистые утолщения этих стенок, по-видимому, предшествовали сплошным, а лигнифицированные — слабо утолщенным нелигнифицированным. Рельеф поверхности семенной кожуры при этом нередко менялся в сторону менее выраженного. В трибе *Lecantheae* редукции подвергался эндотегмен, хорошо выраженный лишь у относительно крупносемянных видов рода *Pilea*.

Родственные связи Urticaceae, Cecropiaceae и Moraceae

Результаты настоящего изучения семенной кожуры в семействах *Urticaceae*, *Moraceae* и предыдущего ее исследования в сем. *Cecropiaceae* (Кравцова, 1995), а также дополнительные неопубликованные материалы по семенной кожуре в родах *Myrianthus* и *Musanga* (*Cecropiaceae*) показали, что строение упрощенной кожуры у мелкосемянных таксонов из всех трех семейств довольно сходно. Бóльшим числом слоев и меньшей степенью их сжатия выделяется лишь род *Maclura* (*Moraceae*). Различия же между крупно- и мелкосемянными родами одного семейства по строению семенной кожуры очень значительные, что было показано для *Cecropiaceae* (Кравцова, 1995) и верно также для *Moraceae* (Кравцова, неопубликованные данные). Corner (1976) ранее также отметил, что имеются более резкие различия между семенами *Artocarpus* (*Moraceae*) и *Morus*, чем между *Morus* и *Urticaceae*. Вместе с тем полученные результаты показывают, что по строению семенной кожуры *Cecropiaceae* ближе к *Urticaceae*, чем к *Moraceae*. В этом семействе (у мелкосемянных родов) семенная кожура относится к описанным для *Urticaceae* типам Boehmeria (*Cecropia*, *Coussapoa*, *Musanga*) и Urtica (*Poikilospermum*), тогда как у изученных *Moraceae* она несет лишь черты сходства с тем или иным типом. Такой же вывод получен на основании анализа последовательностей пластидных генов *rbcL*, *trnL-F* и *ndhF* (Sytsma et al., 2002).

Настоящее и проведенное ранее (Кравцова, 1995) исследования показали, что по признакам семенной кожуры и перикарпия род *Poikilospermum* обособлен в сем. *Cecropiaceae*. Это согласуется с результатами изучения анатомии древесины (Bonsen, ter Welle, 1984) и исследованиями последовательностей *rbcL*, *trnL-F* и *ndhF* пластидных генов (Sytsma et al., 2002). По данным сравнительной карпологии (Кравцова 1995, 2001б), этот род близок к роду *Dendrocnide* (*Urticeae*). Другие роды цекропиевых обнаруживают сходство с трибой *Boehmerieae*, что также совпадает с результатами K. J. Sytsma et al. (2002).

Ранее исследователи не считали возможным использовать признаки семенной кожуры для решения вопроса о родстве пор. *Urticales* в силу ее сильной редукции. Corner (1976), не обнаружив в семенной кожуре крапивоцветных никакой «определенной» структуры, отметил, что у *Moraceae* и у тропического рода *Holoptelea* (*Ulmaceae*) имеются свидетельства экзотестальной конструкции семени. Само по себе, пишет он, это не указывает на родственные отношения *Urticales*. Takaso и Tobe (1990) также не нашли в микроморфологии поверхности семенной кожуры свидетельств родственных отношений пор. *Urticales*.

Полученные нами результаты дают основания для предположения об исходной структуре семенной кожуры в сем. *Urticaceae*: она была менее редуцирована, в ней сохранялись все 3 слоя — экзотеста (возможно, как механический слой), тестальная аэренхима и танинсодержащий эндотегмен. По-видимому, имелись также хлоропласты и устьица. По мнению Boesewinkel и Bouman (1984), присутствие устьиц связано с хорошо развитой семенной кожурой, снабженной тегументальными проводящими пучками (как, например, у *Magnoliaceae*, *Bombacaceae*, *Juglandaceae*, *Euphorbiaceae* и др.). Экзотестальность семенной кожуры предков подтверждается моими неопубликованными данными по развитию семенной кожуры и ее строению у некоторых крупносемянных родов *Moraceae*.

Обнаруженные детали внутреннего строения семенной кожуры дают возможность сравнить по этому признаку пор. *Urticales* со сближаемыми группами цветковых растений. В результате мы не обнаружили сходства с семействами *Hamamelididae*, семенная кожура которых исследована А. П. Меликяном (1973), и сем. *Rosaceae*, по данным Меликяна и Н. А. Бондарь (1996), за исключением экзотестальной семенной кожуры последнего. Однако оно есть с *Malvaceae* и *Tiliaceae* (*Malvales*), *Rhamnaceae* (*Rhamnales*) и *Elaeagnaceae* (*Elaeagnales*), причем наибольшее — с сем. *Rhamnaceae*, ближайшим к *Urticales* и по данным молекулярной систематики. Несмотря на то что в семействах пор. *Malvales* семенная кожура экзотегмальная или экзотестально-экзотегмальная, а в семействах *Rhamnaceae* и *Elaeagnaceae* экзотестальная, два характерных признака являются общими с *Urticales*. Во-первых, это более или менее выраженный танинсодержащий эндотегмен с характерными утолщениями на радиальных клеточных стенках, так называемый бахромчатый слой в семействах *Sterculiaceae* и *Malvaceae* (Netolizky, 1926; Poljakov et al., 1992, и др.), во-вторых — аэренхима в мезофилле тесты (*Rhamnaceae* и *Elaeagnaceae*) либо как тесты, так и тегмена (*Malvales*). В семействах пор. *Malvales*, кроме того, на поверхности семенной кожуры отмечены устьица, которые, возможно, предшествовали перфорированной семенной кожуре *Urticales*.

Гистогенез семенной кожуры частично сходен в этих группах. Вследствие большего или меньшего разрушения наружных слоев тегмена и/или лежащей выше аэренхимы по мере развития семени эндотегмен в зрелой семенной кожуре отделяется от наружной ее части. Семенная кожура легко расслаивается, и эндотегмен доступен наблюдению с помощью СЭМ. Его микрография в плане у *Kosteletzkya virginica* (*Malvaceae*) приведена в книге E. Werker (1997) по анатомии семян и известна широкому кругу читателей. По мнению О. П. Быковой и О. В. Яковлевой (2002), у видов рода *Alcea* бахромчатый слой и прилегающий воздухоносный мезотегмен могут представлять собой систему тканей, обеспечивающую жизнеспособность эндосперма и зародыша. У исследованных *Elaeagnaceae* в отличие от других семейств бахромчатый слой отсутствует, так как радиальные стенки клеток утолщены равномерно, а наружная тангенциальная стенка также утолщена и при расслаивании семенной кожуры сохраняется в клетках. У *Rhamnaceae* и семейств порядка *Urticales* (за исключением *Celtidaceae* (Черник, 1982)) бахромчатый слой менее выражен, чем у *Malvales*, и развит далеко не у всех родов. Кроме того, у крапивоцветных его клетки, как в большинстве случаев и семена, более мелкие, что, очевидно, не позволило предыдущим исследователям различить особенности их строения.

Пор. *Euphorbiales* обнаруживает меньшее сходство с *Urticales* по строению семенной кожуры, так как у *Euphorbiaceae* семенная кожура экзотегмальная, бахромчатый слой не отмечен и аэренхима часто отсутствует. Однако для *Crotonoideae* Corner (1976) показывает клетки эндотегмена со слегка утолщенными стенками, утолщения разнообразные — в виде тонких ребер, тяжей, полос, спиральные и кольчатые. У *Sapium* и *Aleurites* они описаны Mandl (1926, по: Комар, 1992) как имеющие вид полос. Кроме того, у видов *Jatropha*, *Croton*, *Sapium* и других в мезотесте и мезотегмене развивается аэренхима. В экзотестальной семенной кожуре сем. *Dichapetalaceae* (*Euphorbiales*) иногда также имеется тестальная аэренхима. Требуются дальнейшие сравнительные исследования семенной кожуры в этом порядке.

Изученная F. D. Boesewinkel и F. Bouman (1997, 2000) семенная кожура *Dirachmaceae*, семейства с неясным таксономическим положением, помещаемого A. Takhtajan (1997) в пор. *Malvales*, а Thorne (2000) в пор. *Rhamnales*, также обнаруживает черты сходства с семенной кожурой *Urticales*: экзотеста и эндотегмен танинсодержащие, развита тестальная аэренхима, в зрелом семени сильно сдавленная, от тегмена остается лишь танинсодержащий эндотегмен. Отмечено также ее сходство с семенной кожурой *Rhamnaceae* (Boesewinkel, Bouman, 1997). Родство сем. *Barbeyaceae* с *Urticales* подтвердили по признакам строения семязачатка и семени Bouman и Boesewinkel (1997), хотя они и считали семенную кожуру *Urticales* неспециализированной.

Следует отметить, что общим для большинства сравниваемых семейств признаком является, кроме того, сохранение в зрелом семени остатков нуцеллуса обычно в виде бесструктурного слоя.

Таким образом, обнаруженные черты сходства в строении семенной кожуры указывают на родство пор. *Urticales* с другими порядками *Malvanae* (*Malviflorae*) в понимании Thorne (1983, 1992, 2000) и Dahlgren (1983). Наши результаты лишь частично совпадают с результатами молекулярной систематики, согласно которым *Urticales* близок с *Rhamnaceae*, *Elaeagnaceae*, *Barbeyaceae* и *Dirachmaceae*, но не с семействами пор. *Malvales*, помещаемым в кладу eurosids II.

Благодарности

Автор благодарит А. Е. Васильева и А. П. Меликяна за критическое прочтение рукописи статьи и ценные замечания, кураторов перечисленных выше Гербариев за разрешение исследовать гербарный материал, M. C. Wilmot-Dear, И. А. Грудзинскую, C. C. Berg, K. Schrestcha, S. Carvajal, C. J. Chen, Th. A. Zanoni, М. В. Ракову, О. П. Быкову и Д. Б. Архангельского за помощь в получении материала, P. H. Raven за поддержку исследования, I. Friis за присланную литературу, А. А. Оскольского за помощь в поиске литературы, C. C. Berg и О. В. Яковлеву за полезное обсуждение, Л. А. Карцеву за помощь в работе на СЭМ.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-49660).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Босевинкель Ф. Д., Боуман Ф. (*Boesewinkel F. D., Bouman F.*) Семейство *Dirachmaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. Dicotyledones, *Rosidae* II. С. 33—34.

Быкова О. П., Яковлева О. В. Строение плодов и семян некоторых видов рода *Alcea* L. и выявление причин, препятствующих или способствующих прорастанию семян // Раст. ресурсы. 2002. Т. 38. Вып. 3. С. 20—29.

Вовк А. Г. Семейство *Tiliaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1992. Т. 4. Двудольные. С. 255—262.

Вышенская Т. Д. Семейство *Bombacaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1992. Т. 4. Двудольные. С. 305—325.

Вышенская Т. Д. Семейство *Rhamnaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. Двудольные. *Rosidae* II. С. 183—191.

Груздинская И. А. К систематике и филогении порядка *Urticales* // Современные проблемы филогении растений. М. 1986. С. 61—63.

Комар Г. А. Семейство *Urticaceae* // Сравнительная анатомия семян / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб., 1992. Т. 4. С. 377—379.

Кравцова Т. И. Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Плод и семя // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1211—1226.

Кравцова Т. И. Строение плода в трибе *Parietarieae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 12—29.

Кравцова Т. И. Формирование покровов плода и семени у *Urtica dioica* и *Urtica cannabina* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 52—65.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия и семенной кожуры в семействе *Cecropiaceae* (*Urticales*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 1—14.

Кравцова Т. И. Сравнительная анатомия перикарпия в трибе *Urticeae* (*Urticaceae*) // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (посвящ. 150-летию со дня рождения И. П. Бородина), С.-Петербург, 2—6 июня 1997 г. С. 74—75.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия в трибе *Forsskaoleae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 29—41.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия у представителей трибы *Boehmerieae* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 2001а. Т. 86. № 6. С. 18—39.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия в трибе *Urticeae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 2001б. Т. 86. № 11. С. 49—72.

Кравцова Т. И. Сравнительная анатомия перикарпий в трибе *Lecantheae* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 12—30.

Кравцова Т. И., Гельтман Д. В. Анатомия и ультраскульптура перикарпия и семенной кожуры у представителей рода *Urtica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 27—44.

Меликян А. П. Сравнительная анатомия семенной кожуры *Hamamelidales* в близких порядков в связи с их систематикой. Автореф. дис... д-ра биол. наук, Ереван, 1973. 51 с.

Меликян А. П., Бондарь Н. А. Семейство *Rosaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1996. Т. 5. Двудольные. *Rosidae*. I. С. 102—123.

Плиско М. А. Семейство *Malvaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1992. Т. 4. Двудольные. С. 325—363.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., 1958. 258 с.

Черник В. В. Особенности развития и строения спермодермы некоторых представителей *Ulmaceae* и *Celtidaceae* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1216—1220.

Шабес Л. К., Морозова А. А. Семейство *Elaeagnaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. Двудольные. *Rosidae* II. С. 192—196.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. с. 33—41.

APG (Angiosperm Phylogeny Group). An ordinal classification for the families of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Gard. 1998. Vol. 85. P. 531—553.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Berg C. C. Urticales, their differentiation and systematic position // Plant Syst. Evol. 1977. Suppl. 1. P. 349—374.

Berg C. C. Dispersal and distribution in the *Urticales* — and outline // Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg, 1983. Vol. 7. P. 219—229.

Berg C. C. Systematics and phylogeny of the *Urticales* // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Spec. volume. N 40B. Oxford, 1989. Vol. 2 «Higher» *Hamamelidae*. P. 193—220.

Boesewinkel F. D., Bouman F. The seed: structure / Eb. by B. M. Johri. Embryology of angiosperms. Berlin, Heidelberg. 1984. P. 567—610.

Boesewinkel F. D., Bouman F. F. Ovules and seeds of *Dirachma socotrana* (*Dirachmaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1997. Vol. 205. N 3—4. P. 195—204.

Bonsen K. J., ter Welle B. J. H. Systematic wood anatomy and affinities of the *Urticaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1984. Bd 105. H. 1. P. 49—71.

Bouman F., Boesewinkel F. D. Ovules and seeds of *Barbeya* with additional arguments for an urticalean affinity of the *Barbeyaceae* // Acta Bot. Neerl. 1997. Vol. 46. N 3. P. 255—261.

Chase M. W., Soltis D. E., Olmstead R. G. et al. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. N 3. P. 528—580.

Chen C. J. Sphaerostylos C. J. Chen — a remarkable new genus of *Urticaceae* from China, with notes on stigmas of the family // Acta Phytotax. Sin. 1985. Vol. 23. N 6. P. 444—456.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge. 1976. Vol. 1. 311 p.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1981. 1262 p.

Dahlgren R. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 1. P. 119—149.

Friis I. The *Urticaceae*: a systematic review // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special vol. N 40B, Oxford, 1989. Vol. 2 «Higher» *Hamamelidae*. P. 285—308.

Friss I. Urticaceae / Ed. by K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich. The families and genera of vascular plants. Berlin etc., 1993. Vol. 2. Flowering plants. Dicotyledones, Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families. P. 612—630.

Friis I., Wilmot-Dear C. M. A revision of the tribe *Forsskaoleae* (*Urticaceae*) // Nord. J. Bot. 1988. Vol. 8. P. 25—59.

Harz G. O. Landwirthschaftliche Samenkunde. Berlin, 1885. Bd 98. S. 555—1362.

Kravtsova T. I. Fruit structure peculiarities in *Girardinia diversifolia* (*Urticaceae*) inhabiting the mountain areas of the Old World tropics // Abstr. Regional Conf. Envir. Biodiver., Kathmandu, 1994. Abstr. N 103. P. 33—34.

Kravtsova T. I. Diversity of seed coat structure in the *Urticaceae*: taxonomic and evolutionary aspects // 15th Intern. Symposium: Biodiversität und Evolutionsbiologie. Bochum, 2001. P. 117.

Maximowicz C. I. Sceptrocnide // Bull. Acad. Sci. Pétersb. 1877. T. 22. P. 238—240.

Modilewsky J. Zur Samenbildung einiger Urticifloren // Flora. 1908. Bd 98. S. 423—470.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. Bd 10. S. 1—365.

Poljakov A., Somers G. F., Werker E., Gallagher J. L. Seeds of *Kosteletzkya virginica* (*Malvaceae*): Their structure, germination and salt tolerance. I. Seed structure and germination // Amer. J. Bot. 1992. Vol. 79. N 3. P. 249—256.

Savolainen V., Fay M. F., Albach D. C. et al. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcL* gene sequences // Kew Bull. 2000. Vol. 55. P. 257—309.

Soltis D. E., Soltis P. S., Nickrent D. L. et al. Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. 1997. Vol. 84. N 1. P. 1—49.

Sorsa P., Huttunen P. On the pollen morphology of the *Urticaceae* // Ann. Bot. Fenn. 1975. Vol. 12. P. 165—182.

Stearn W. T. Botanical Latin. Ed. 2. Newton Abbot, 1973. 566 p.

Sytsma K. J., Morawetz J., Pires J. C. et al. Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcL, trnL-F* и *ndhF* sequences // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. N 9. P. 1531—1546.

Takaso T., Tobe H. Seed coat morphology and evolution in *Celtidaceae* and *Ulmaceae* (*Urticales*) // Bot. Mag. Tokyo. 1990. Vol. 103. N 1069. P. 25—41.

Takhtajan A. Flowering plants. Origin and dispersal. Edinburg, 1969. 310 p.

Takhtajan A. Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 45. N 3. P. 225—359.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Thorne R. F. Proposed new realignments in the angiosperms // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 1. P. 85—117.

Thorne R. F. Classification and geography of the flowering plants // Bot. Rev. 1992. Vol. 58. N 3. P. 225—348.

Thorne R. F. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae // Bot. Rev. 2000. Vol. 66. N 4. P. 441—647.

Weddell H. A. Revue de la famille des Urticacées // Ann. Sci. Nat., Bot., 1854, Sér. 4,1 P. 173—212.

Weddell H. A. Monographie de la famille des Urticacées. Paris, 1856—1857. 592 p.

Weddell H. A. Urticacées // Candolle A. P., de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. 1869. Pars 16,1. P. 32—235.

Werker E. Seed anatomy. Berlin, Stuttgart, 1997 (Encyclopedia of plant anatomy; Bd 10, Teil 3: Spezielle Teil). 424 p.

Wilmot-Dear C. M. An account of the genus *Debregeasia* (*Urticaceae-Boehmerieae*) // Kew Bull. 1989. Vol. 43. N 4. P. 673—691.

SUMMARY

Light and scanning electron microscopic investigation of the seed coat inner structure and surface in *Urticaceae* (in 177 species from 43 genera) has revealed, that the seed coat, though membranous and histologically simplified, has a certain and a rather diverse structure and surface micromorphology. Its evolution occured in several directions by reduction of different layers — endotegmen, and to a lesser degree, endotesta (type Urtica), endotesta (type Maoutia), exotesta (type Boehmeria), or both exo- and endotesta with simultaneous appearance of large amount of chloroplasts (type Parietaria). Seed coat in *Touchardia* is of a special type, intermediate between Urtica and Boehmeria types: only endotesta cells are discernible. Perforated seed coat surface is suggested to be apomorphic feature in the *Urticaceae*. The holes in the exotesta are lacking in less reduced spermoderm found in some *Dendrocnide* species. This feature has evolved in different lines of the *Urticaceae* on the basis of different seed coat structural type. Due to its conservatism simplified seed coat in the *Urticaceae* and allied families is supposed to preserve a number of characters which may elucidate the affinity of the *Urticales*: endotegmen, similar with so-called fringe layer in the *Malvaceae*, testal aerenchyma (discernible predominantly in developing seeds) and resembling stomata structures. Problematic taxonomic issues of the *Urticaceae* and affinity of the *Urticales* are discussed based on the results and comparison with the seed coat structure in allied urticalean families and some families of *Malvales* and *Rhamnales* (sensu Thorne, 2000). Traits of similarity discovered in the seed coat structure supports affinity of the *Urticales* with other orders of the *Malvanae* (*Malviflorae*) according to Thorne (1983, 1992, and 2000) and Dahlgren (1983). Our results coincide with results of a recent molecular-genetic research, according to which *Urticales* is related with *Rhamnaceae*, *Elaeagnaceae*, *Barbeyaceae* and *Dirachmaceae*; they confirm however, also its affinity with *Malvales* placed in another clade — eurosids II.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.325 + 582.26

© И. С. Трифонова,[1] С. И. Генкал,[2] О. А. Павлова[3]

СОСТАВ И СУКЦЕССИИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*BACILLARIOPHYTA*) В ПЛАНКТОНЕ ГОРОДСКИХ ВОДОЕМОВ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

I.S. TRIFONOVA, S.I. GENKAL, O.A. PAVLOVA. COMPOSITION AND SUCCESSIONS OF DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*) IN PLANKTON OF URBAN WATERBODIES OF ST. PETERSBURG

[1, 3] Институт озероведения РАН
196105 С.-Петербург, ул. Севастьянова, 9
E-mail: itrifonova@mail.ru
[2] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: Genkal@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 26.02.2003
Окончательный вариант получен 30.04.2003

По данным многолетних наблюдений, на трех озерах Суздальской системы и Сестрорецком Разливе, расположенных в черте г. С.-Петербурга, обсуждаются видовой состав, обилие и роль диатомовых водорослей в общей биомассе фитопланктона. Прослежены их сезонная динамика и многолетняя сукцессия под влиянием эвтрофирования. Приводятся оригинальные электронные микрофотографии центрических диатомовых.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, фитопланктон, городские водоемы, видовой состав, сукцессия, С.-Петербург.

Диатомовые широко распространены в планктоне водоемов Северо-Запада России и, как правило, играют в них доминирующую роль. Известно, что они — хорошие индикаторы состояния среды, и их изучение позволяет оценить степень изменений, происходящих в водных экосистемах (Давыдова, 1985). В связи с этим большой интерес представляют состав и сукцессия диатомовых водорослей водоемов, расположенных в черте крупных городов и подверженных антропогенному эвтрофированию и загрязнению за счет стоков, поступающих с урбанизированных территорий. В настоящее время только 2 % городских водоемов могут быть отнесены к условно чистым, тогда как 80 % классифицируются как грязные (Водные..., 2002). В черте г. С.-Петербурга наиболее крупные водоемы — Суздальские озера (Верхнее, Среднее, Нижнее), имеющие природное происхождение, и водохранилище Сестрорецкий Разлив. До недавнего времени регулярных комплексных лимнологических исследований в них не проводилось. Слабо изучена и альгофлора городских водных объектов.

Первые сведения о фитопланктоне Суздальских озер содержатся в статье А. А. Еленкина (1924), где приведен список из 34 видов, в том числе 10 видов диатомовых, и описана «годовая смена» массовых форм в Среднем озере. В начале 1970-х годов Б. Л. Гутельмахером (1986) в Верхнем и Нижнем озерах были определены состав (52 таксона), численность, биомасса и продукция массовых видов фитопланктона, из них 16 — диатомовых. Фитопланктон Сестрорецкого Разлива изучался в 1980—1981 гг. в рамках комплексных исследований Института озероведения РАН (Сохранение..., 1984) и в 2002 г. (Водные..., 2002). С 1995 г. Институтом проводятся сезонные исследования фитопланктона трех Суздальских озер (Павлова, 1999).

Цель данной работы состояла в уточнении видового состава диатомовых Суздальских озер и Сестрорецкого Разлива с помощью электронной микроскопии, оценке их роли в общей биомассе фитопланктона, а также в изучении сукцессии массовых видов диатомей в каждом из исследованных водоемов за период наблюдений.

Характеристика исследованных водоемов

Суздальские озера находятся в пределах Лахтинской низменности, расположены каскадом, соединены между собой протоками, заключенными в нижнем течении в трубы, и имеют сток через р. Каменку и Невскую губу Финского залива. Водохранилище Сестрорецкий Разлив образовано в 1723 г. в результате сооружения плотины на р. Сестре в 5 км от места ее впадения в Финский залив. С 1966 г. оно используется как источник водоснабжения. Все исследованные водоемы испытывают постоянный антропогенный пресс со стороны урбанизированного ландшафта. На прилегающих территориях расположены промышленные предприятия, свалки, сельскохозяйственные угодья, автомагистрали. В последнее десятилетие на берегах Суздальских озер и Сестрорецкого Разлива ведется интенсивное строительство жилых массивов. Кроме того, эти водоемы традиционно используются как зоны рекреации.

Площадь зеркала Суздальских озер колеблется от 0.15 до 0.97 км^2, средняя глубина от 3 до 5.5 м. Наиболее крупным, мелководным и проточным является Нижнее озеро, оно же обладает самым большим водосбором и аккумулирует стоки, поступающие как с окружающей территории, так и из двух других озер. Сестрорецкий Разлив имеет значительно большую площадь зеркала — 10.3 км^2 и более мелководный: средняя глубина всего 2.2 м. Все водоемы являются полимиктическими, т. е. термическая стратификация в летний период отсутствует. Прозрачность воды в течение периода наблюдений изменялась от 0.9 до 2.6 м в Верхнем и Среднем озерах и в пределах 0.7—0.9 м в Нижнем озере. В Сестрорецком Разливе в 1980-е годы она составляла 0.6—1 м, а в 2002 г. снизилась до 0.25—0.5 м. Общая минерализация воды в Суздальских озерах сравнительно высокая — 121—218 мг/л, pH колеблется от 7.1 до 9.1. В Разливе вода менее минерализованная — 64 мг/л, pH от 6.5 до 9.3. Среднегодовое содержание общего фосфора ($P_{\text{общ.}}$) в Верхнем и Среднем озерах изменялось в пределах 17—38 мкг/л, в Нижнем озере — 39—84 мкг/л (Водные..., 2002). В Разливе по данным 1980-х годов (Сохранение..., 1984) среднегодовое содержание $P_{\text{общ.}}$ составляло 75 мкг/л, а в мае—октябре 2002 г. было существенно выше — 94—230 мкг/л (Водные..., 2002). В настоящее время по содержанию биогенных элементов Верхнее и Среднее Суздальские озера можно считать мезотрофными, Нижнее Суздальское — эвтрофным, а Сестрорецкий Разлив — гипертрофным.

Материал и методика

В Верхнем и Среднем озерах пробы фитопланктона отбирали в 1995—1997 гг., в Нижнем — с 1995 по 1999 г., с мая по октябрь 1—2 раза в месяц на станциях, расположенных в наиболее глубоких участках, а также в литорали. Фитопланктон Сестрорецкого Разлива изучали в 1980—1981 гг. и в 2002 г. ежемесячно на нескольких станциях по всей акватории. Количественные пробы объемом 0.5 л собирали батометром Руттнера, фиксировали раствором Люголя, концентрировали отстойным способом до 50 мл и просчитывали в камере Нажотта объемом 0.05 мл (Гусева, 1959). Качественные пробы отбирали планктонной сетью с газом № 73. Диатомовые водоросли обрабатывали методом холодного сжигания хромовой смесью (Балонов, 1976) и определяли с помощью электронного микроскопа JSM-25 S. При идентификации водорослей использовали «Определитель пресноводных водорослей СССР» (Забелина и др., 1951) и более современные определители (Диатомовые..., 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Генкал, 1992; Håkansson, 2002).

Результаты

В фитопланктоне исследованных водоемов обнаружено 90 видов, разновидностей и форм диатомовых водорослей: в Суздальских озерах — 68, в Сестрорецком Разливе — 75. Диатомовые составляли 20—31 % общего видового состава фитопланктона. Около 20 видов являются массовыми (см. таблицу).

По числу видов преобладают водоросли из класса пеннатных. Большинство из них — виды случайно-планктонные, бентосные и обрастатели. Наибольшей видовой насыщенностью характеризуются роды *Fragilaria*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Pinnularia*, *Eunotia* — по 5—10 видов. Из пеннатных диатомей в массе зарегистрированы *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, *F. tenera*, *F. berolinensis*, *F. ulna* (ранее относившиеся к роду *Synedra*). Виды рода *Tabellaria* встречены единично. Максимальное видовое разнообразие и обилие видов рода *Fragilaria* отмечены в Сестрорецком Разливе и Нижнем Суздальском оз.

Центрические диатомовые, преимущественно истинно-планктонные виды, наиболее разнообразны в Сестрорецком Разливе. По числу видов (по 6) доминируют роды: *Cyclotella*, *Stephanodiscus*, *Aulacosira*. К массовым видам можно отнести: *Cyclotella bodanica*, *C. pseudostelligera*, *C. meneghiniana*, *Stephanodiscus minutulus*, *S. hantzschii*, *S. subtranssilvanicus*, *Aulacosira ambigua*, *A. islandica*, *A. granulata* (см. таблицу). Благодаря использованию электронного микроскопа удалось значительно расширить список центрических диатомей (табл. I, II). Помимо широко распространенных, обычных видов обнаружено несколько редких и новых для региона: *Cyclotella atomus* Hust., *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerm., *S. subtranssilvanicus* Gasse, *S. triporus* Genkal et Kuzmin, *S.* cf. *volgensis* Genkal et Korneva, *A.* cf. *tethera* Haworth. *Stephanodiscus subtranssilvanicus* впервые для флоры России был указан в Нижнем Суздальском оз. (Генкал, Трифонова, 2001), а впоследствии был обнаружен и в остальных изученных водоемах. *S.* cf. *volgensis*, вид, впервые описанный как новый из верхне-волжских водохранилищ (Генкал, Корнева, 2001), обнаружен в Сестрорецком Разливе. Найденная в Разливе *Aulacosira* cf. *tethera* ранее в России приводилась только для бассейна Ладоги (Генкал, Трифонова, 2001).

По отношению к солености воды и активной реакции среды преобладают пресноводные виды, большей частью индифференты (до 75 % общего числа таксонов), обитающие в нейтральных или слабокислых водах. Ацидофилы, составляющие менее 20 % видового состава, представлены в основном видами из родов *Aulacosira*, *Eunotia*, *Navicula*, *Pinnularia*, *Tabellaria*. Виды-индикаторы органического загрязнения составляют 63 % от общего числа таксонов. Большинство из них — β-мезосапробы и β-мезоолигосапробы (64 %), характеризующие условия средней степени загрязнения. Обитатели зон высокого загрязнения — α-мезо-, α-мезо-ρ- и собственно полисапробы составляют около 8 % общего числа видов-индикаторов. Процент ксеносапробов-показателей чистых вод не превышает 2 %. Больше всего видов-индикаторов загрязнения обнаружено в Сестрорецком Разливе и Нижнем оз., где встречаются α-мезосапробы *Nitzschia acicularis*, *N. hungarica* Grün., *N. tryblionella* Hantzsch. и др. В целом по составу диатомей-индикаторов сапробности Верхнее и Среднее Суздальские озера можно считать умеренно загрязненными, Разлив и Нижнее оз. — загрязненными.

Разные уровни трофности и антропогенного воздействия определяют различный состав массовых видов диатомовых, их обилие, динамику и роль в структуре фитопланктонных сообществ исследованных водоемов.

В Верхнем Суздальском озере за период наблюдений 1995—1997 гг. биомасса фитопланктона колебалась от 0.4 до 5.51 мг/л, составляя в среднем за сезон 2.01—2.80 мг/л. Наиболее высокие величины биомассы отмечались в 1995 г. и объяснялись, по-видимому, благоприятными погодными условиями, в частности максимальной за период наблюдений температурой воды. Диатомовые в разные годы весной составляли от 30 до 80 % общей биомассы фитопланктона (рис. 1, *А*). Доминировали в 1995—1996 гг. виды рода *Cyclotella* (*C. bodanica* и др.) и *Stephanodiscus minutulus*, а в 1997 г. — *Asterionella formosa* и виды рода *Fragilaria* (*F. crotonensis*, *F. ulna*, *F. tene-*

Массовые виды диатомовых водорослей и их максимальная численность (тыс. кл/л) в Суздальских озерах и Сестрорецком Разливе

Водоросли	Суздальские озера			Разлив
	Верхнее	Среднее	Нижнее	
Aulacosira ambigua (Grun.) Sim.	+	40	11472	11660
A. granulata (Ehr.) Sim.	+	+	+	218
A. islandica (O. Müll.) Sim.	—	36	27	2540
A. subarctica (O. Müll.) Haworth	+	+	22	80
Melosira varians Ag.	—	—	44	30
Комплекс видов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, в том числе	951	1416	136	612
Cyclostephanos dubius (Fricke) Round	—	—	+	+
C. bodanica Eulenst.	++	++	+	+
C. meneghiniana Kütz.	+	—	++	+
C. pseudostelligera Hust.	+	++	+	++
C. radiosa (Grun.) Lemm.	+	++	—	+
Stephanodiscus hantzschii Grun.	—	—	+	++
S. invisitatus Hohn et Hellerman	—	—	—	+
S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möll.	++	+	+	—
S. subtranssylvanicus Gasse	+	+	1768	90
S. triporus Genkal et Kuzmin	—	—	—	+
Asterionella formosa Hass.	2384	1048	10280	992
Fragilaria crotonensis Kitt.	904	2228	7160	424
F. berolinensis (Lemm.) Lange-Bert.	+	+	+	384
F. ulna (Nitzsch.) Lange-Bert.	152	220	174	70
Fragilaria tenera (W. Sm.) Lange-Bert.	8	4860	3560	—
Nitzschia acicularis W. Sm.	44	152	64	48

Примечание. «++» — массовый вид, «+» — вид отмечен в качественных пробах.

ra). В летне-осеннем планктоне в 1995 и 1997 гг. доминировали зеленые и динофитовые водоросли, диатомовые давали не более 15 % при максимальном развитии. В 1996 г. летом и осенью диатомовые играли существенную роль, составляя 19—89 %. Преобладали мелкоклеточные центрические формы размером до 24 мкм, виды родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*. Самыми массовыми были *Cyclotella bodanica* и *Stephanodiscus minutulus*. Максимальная численность этих водорослей в июне 1996 г. превышала 950 тыс. кл/л, биомасса — 2.34 мг/л. Из пеннатных диатомей массовыми были *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis*. Численность *Asterionella* в озере сильно изменялась год от года. В разные годы вид либо отсутствовал в течение сезона, либо в умеренных количествах присутствовал в озере до поздней осени, или давал интенсивную весеннюю вспышку (2.4 млн кл/л в мае 1997 г.) и затем полностью выпадал из планктона. Максимальная вегетация *F. crotonensis* наблюдалась в июле. Массовое развитие *F. crotonensis* в планктоне Верхнего озера регистрировалось в начале 1970-х годов (Гутельмахер, 1986). По нашим данным, численность вида в водоеме достигала 900 тыс. кл/л, биомасса — 0.44 мг/л. Численность *Fragilaria ulna* была заметно ниже, хотя вид постоянно присутствовал в планктоне, ненадолго исчезая во второй половине лета или в конце осени.

В Среднем Суздальском оз. за период наблюдений 1995—1997 гг. биомасса фитопланктона изменялась в пределах 0.61—6.75 мг/л, составляя в среднем за сезон 1.80—3.31 мг/л (рис. 1, *Б*). Весенний максимум фитопланктона в озере определялся развитием золотистых и криптофитовых водорослей. Только в 1997 г. диатомовые составляли до 40 % биомассы. Весной доминировали *Asterionella formosa* и виды рода *Fragilaria*. В летнем планктоне среди диатомей преобладали центрические виды —

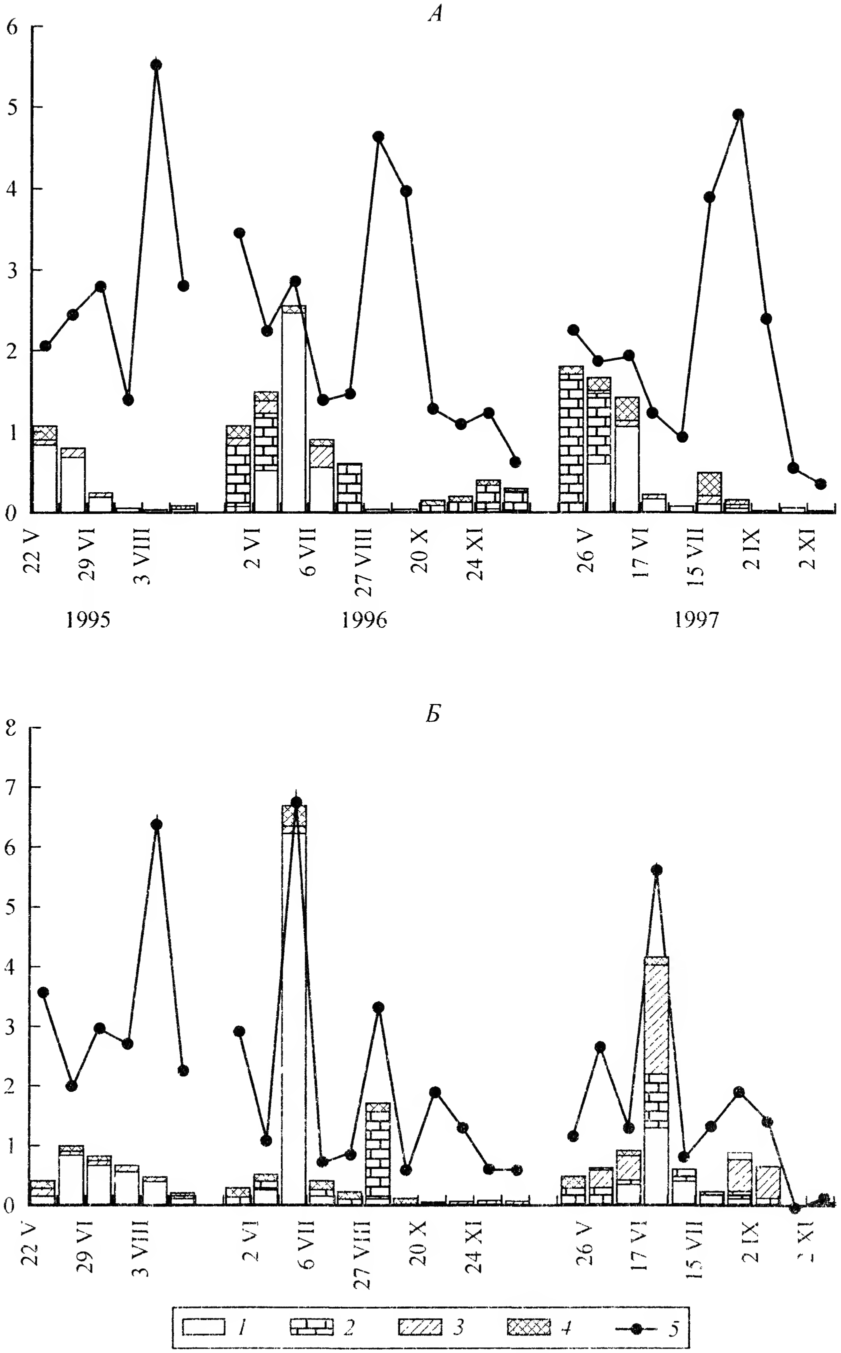


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы диатомовых водорослей и общей биомассы фитопланктона в Верхнем (*А*) и Среднем (*Б*) Суздальских озерах в разные годы.

1 — комплекс видов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, *2* — *Asterionella formosa*, *3* — *Fragilaria* spp., *4* — прочие диатомовые, *5* — общая биомасса фитопланктона. По оси абсцисс — даты наблюдений, по оси ординат — биомасса водорослей, мг/л

C. bodanica, *C. pseudostelligera*, кроме того, отмечались *C. radiosa*, *Stephanodiscus subtranssylvanicus* и др. Массовое развитие видов рода *Cyclotella* в водоеме обычно наблюдается в первой половине лета. Максимальная численность их в июне 1996 г. достигала 1.4 млн кл/л, биомасса — 6.26 мг/л. *Asterionella formosa* вегетировала в планктоне в течение всего периода открытой воды, наибольшее ее количество отмечалось в августе 1996 г. — 1820 тыс. кл/л (до 50 % общей биомассы). Присутствие *A. formosa* в озере на протяжении всего года и значительная роль *Fragilaria crotonensis* в планктоне отмечались и в начале 1920-х годов (Еленкин, 1924).

В Нижнем Суздальском оз. в 1995—1999 гг. биомасса фитопланктона изменялась в пределах 1.2—31.9 мг/л. Средняя за сезон величина составляла 7.2—11 мг/л. Ее уровень год от года постепенно увеличивался, а роль диатомовых в ней снижалась (рис. 2). В 1995—1997 гг. диатомовые доминировали в течение всего периода открытой воды. Весенний и осенний пики биомассы определяли центрические диатомеи, прежде всего *Aulacosira ambigua* и *Stephanodiscus subtranssylvanicus*, кроме того, отмечались *Cyclotella bodanica*, *C. meneghiniana*, *C. pseudostelligera*, *Cyclostephanos dubius*. Наибольшая численность *S. subtranssylvanicus* в Нижнем оз. — до 1.8 млн кл/л — наблюдалась в октябре—декабре 1996 г. В это время биомасса *Stephanodiscus* (11 мг/л) составляла 99 % общей биомассы, а фитопланктон представлял собой по существу чистую культуру вида. Наиболее значительное развитие *A. ambigua* (11.5 млн. кл/л) отмечалось в мае—июне 1996 г., когда вид давал выше 50 % биомассы и затем в значительных количествах присутствовал в планктоне в течение всего периода открытой воды. Концентрация общего фосфора в воде в 1996 г. была в среднем вдвое ниже, чем в остальные годы. В летнем планктоне преобладали *Asterionella formosa* и виды рода *Fragilaria*. Наиболее заметное и продолжительное развитие *A. formosa* в озере наблюдалось в июле 1996 г. — 11.5 млн кл/л, а наибольшая численность *Fragilaria crotonensis* — 7.16 млн кл/л — в июле 1999 г. Численность *Fragilaria ulna* в Нижнем оз., по-видимому, имеет тенденцию к постепенному возрастанию. В июле 1999 г. она составляла 1.35 млн кл/л, что намного выше показателей предыдущих лет. Значительное развитие *Fragilaria tenera* наблюдалось в мае 1995 г. (3561 тыс. кл/л) и в мае—июне 1997 г. (до 830 тыс. кл/л). В то же время численность других диатомей в 1998 и 1999 гг. заметно снизилась. Снижение численности и биомассы диатомей началось с лета 1997 г., когда отмечалась вспышка развития динофитовых. С июня 1998 г. в планктоне полностью доминировали синезеленые водоросли, преимущественно *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom.

В Сестрорецком Разливе, по данным исследований в 1980—1981 гг. (Сохранение..., 1984), биомасса фитопланктона с мая по октябрь изменялась от 0.5 до 20 мг/л и в среднем за сезон составляла 5.7 мг/л. В планктоне в течение сезона доминировали диатомовые водоросли, а максимальная биомасса отмечалась в период весеннего пика в конце мая—начале июня (рис. 3). Основными доминантами были *Aulacosira ambigua*, *A. islandica*, *Asterionella formosa*. Развитие синезеленых водорослей было слабым. Их доля не превышала 3—10 % от общей биомассы фитопланктона.

В 2002 г. с мая по октябрь биомасса фитопланктона в оз. Сестрорецкий Разлив изменялась от 18 до 95 мг/л и в среднем за сезон составила 45 мг/л. Весной преобладали диатомовые и синезеленые водоросли. Доминировали *Aulacosira ambigua* и *Planktothrix agardhii*, в значительном количестве отмечались *Aulacosira granulata*, *A. islandica*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria berolinensis*. В июле и августе биомасса достигала 80 мг/л, в планктоне полностью доминировали синезеленые водоросли. Из диатомовых наиболее массовыми были *Aulacosira ambigua*, *A. granulata*, *Stephanodiscus hantzschii*, виды рода *Fragilaria*, а *Bacillariophyta* в целом составляли не более 2—8 % биомассы. Осенью в октябре биомасса фитопланктона оставалась высокой — до 50 мг/л. Продолжали доминировать синезеленые водоросли, а диатомовые давали не более 3 % общей биомассы. Среди них преобладали *Aulacosira ambigua*, *A. granulata* и виды рода *Fragilaria*.

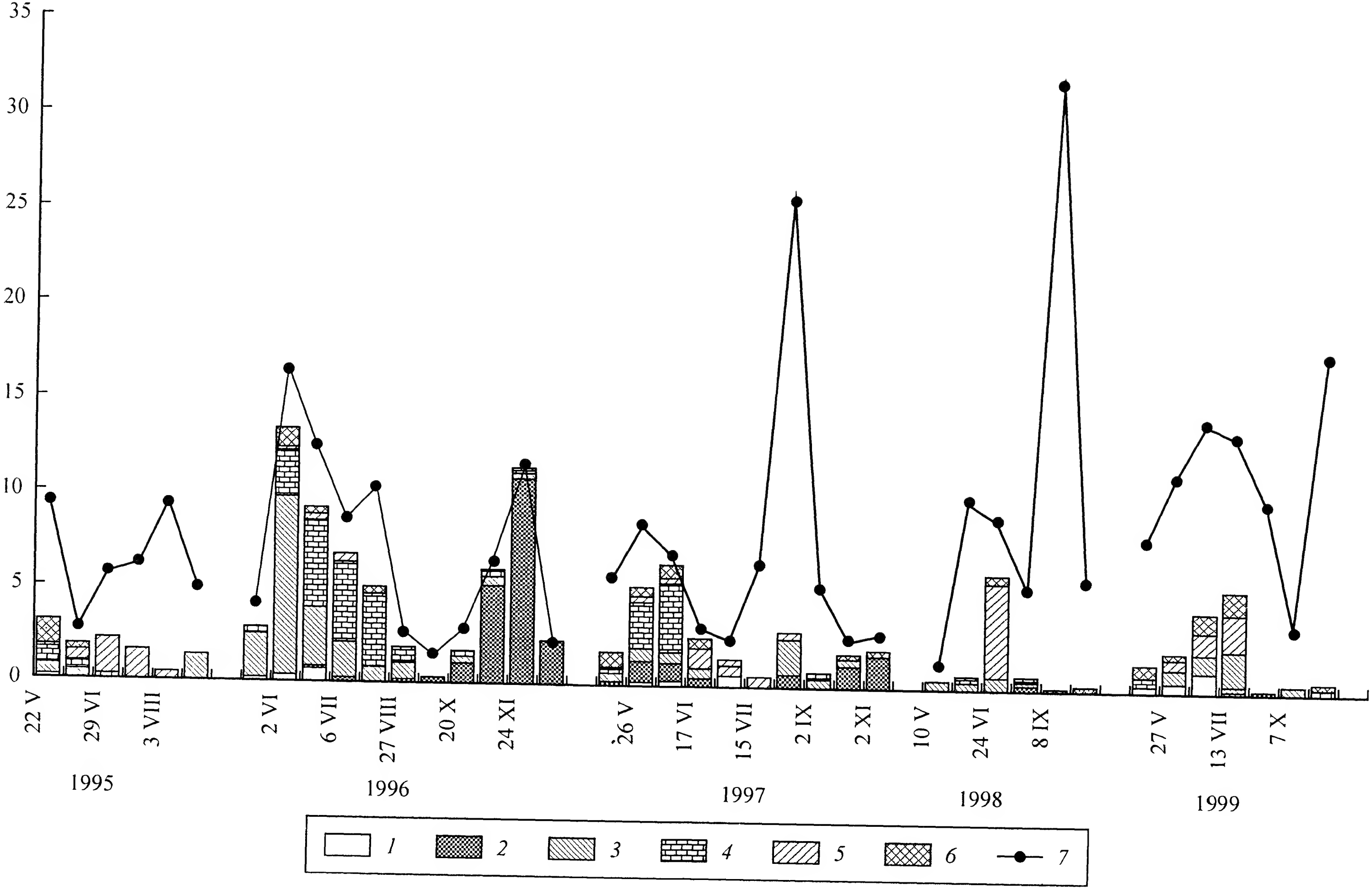


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы диатомовых водорослей и общей биомассы фитопланктона в Нижнем Суздальском оз. в разные годы.
1 — виды *Cyclotella*, *2* — *Stephanodiscus subtranssylvanicus*, *3* — *Aulacosira ambigua*, *4* — *Asterionella formosa*, *5* — виды *Fragilaria*, *6* — прочие диатомовые, *7* — общая биомасса фитопланктона. Обозначения те же, что и на рис. 1.

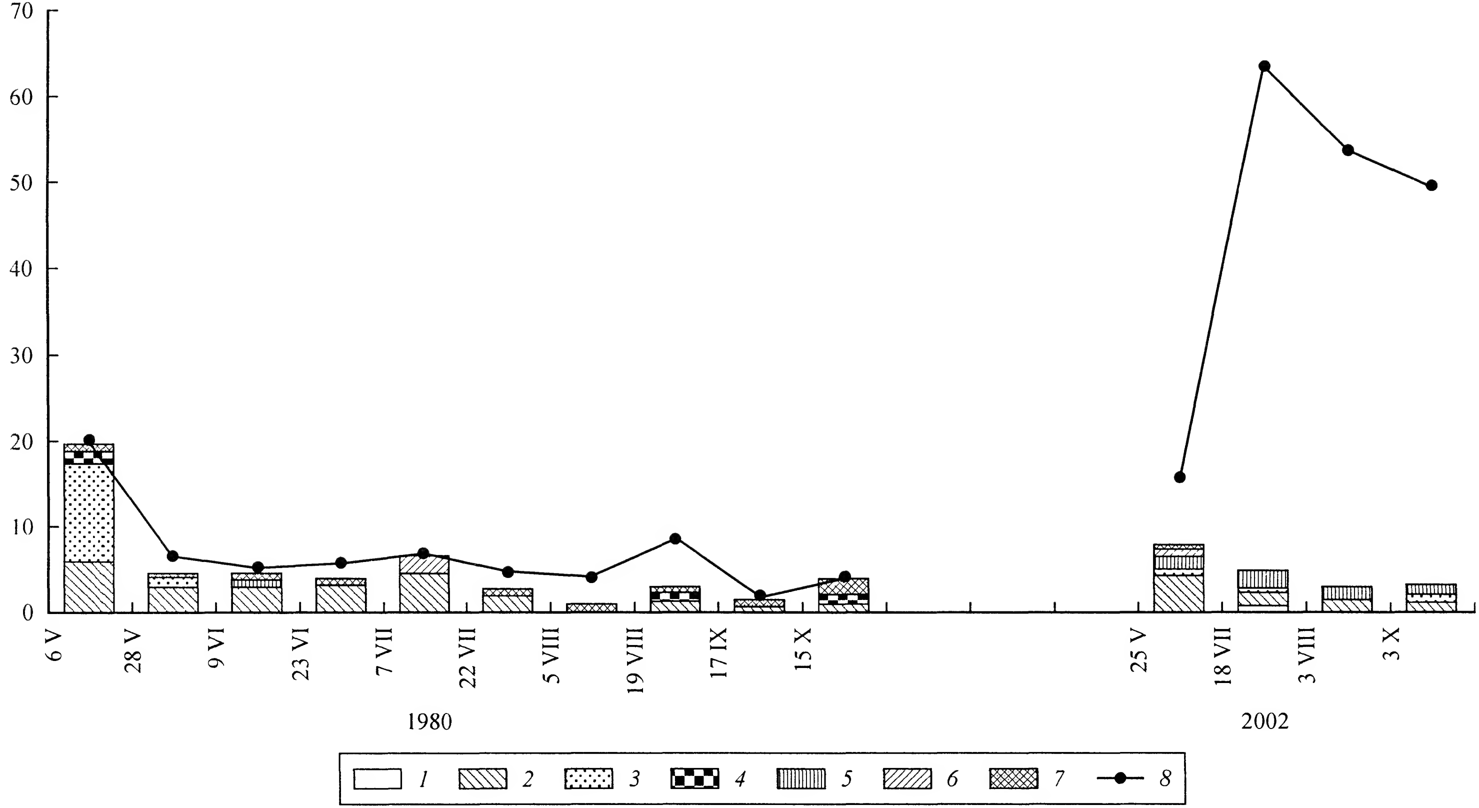


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы диатомовых водорослей и общей биомассы фитопланктона в Сестрорецком Разливе в разные годы.

1 — комплекс видов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, *2* — *Aulacosira ambigua*, *3* — *A. islandica*, *4* — *A. subarctica*, *5* — *A. granulata*, *6* — виды *Fragilaria*, *7* — прочие диатомовые, *8* — общая биомасса фитопланктона. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Обсуждение

Хотя по видовому составу *Bacillariophyta* менее разнообразны, чем *Chlorophyta*, они включают большее число массовых видов и играют существенную роль в формировании биомассы фитопланктона исследованных водоемов.

За последнее десятилетие антропогенное воздействие на исследованные водоемы, и особенно на Нижнее оз. и Сестрорецкий Разлив, существенно возросло. В Верхнем и Среднем озерах уровень развития фитопланктона изменился незначительно. При этом участие диатомовых водорослей в общей биомассе увеличилось от 13—17 до 32—50 %. В Верхнем и Среднем Суздальских озерах доминирующими видами были *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* и виды из родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*. Наибольшую биомассу (до 6.6 мг/л) в весеннем планктоне давали *Cyclotella bodanica*, *C. radiosa*, *C. pseudostelligera*, *Stephanodiscus minutulus* и *Asterionella formosa*. В летнем планктоне развивались *A. formosa* и виды *Fragilaria*; их биомасса не превышала 2 мг/л.

Повышение концентрации биогенных элементов в Нижнем Суздальском оз. и особенно в Сестрорецком Разливе вызвало повышение уровня биомассы фитопланктона и смену доминирующих групп водорослей. Наряду с ростом общей биомассы снизилась роль диатомовых. В Нижнем оз. в первые годы наблюдений виды *Bacillariophyta* в среднем за сезон (май—октябрь) давали 30—76 % суммарной биомассы, особенно велика их роль была в 1997 г. В 1998—1999 гг., когда началось массовое развитие синезеленых водорослей, диатомовые составляли не более 18 %. В Сестрорецком Разливе в начале 1980-х годов диатомовые были доминирующей группой фитопланктона, образуя в течение сезона от 30 до 90 % биомассы. По данным 2002 г., биомасса фитопланктона за 20 лет в Разливе возросла в 6—7 раз, а участие диатомовых уменьшилось до 3—10 %, и только во время весеннего пика оно достигло 50 %. В результате интенсивного эвтрофирования синезеленые водоросли вытесняют доминировавшие ранее диатомовые. На примере Нижнего оз. видно, что на первых этапах эвтрофирования увеличиваются таксономическое разнообразие, численность и биомасса доминировавших в озере диатомей, прежде всего центрических. В Нижнем Суздальском оз. и Сестрорецком Разливе в 1980-е годы основными доминантами были *Aulacosira ambigua*, *A. islandica*, *Stephanodiscus hantzschii*, *S. subtranssylvanicus*, *Cyclotella meneghiniana*, *A. formosa* и виды рода *Fragilaria*.

Род *Aulacosira* в исследованных водоемах не отличается большим видовым разнообразием. Только *A. ambigua* и *A. granulata* достигают массового развития в планктоне Нижнего озера и Сестрорецкого Разлива. Возможно, что развитие видов этого рода лимитируется низким содержанием железа (Гусева, 1952; Лаврентьева, 1986) и достаточно высокой минерализацией воды (Трифонова, 1990). Содержание железа в Нижнем озере и в Разливе в 5—10 раз выше, чем в Верхнем и Среднем озерах. Кроме того, Нижнее озеро и Разлив характеризуются повышенной проточностью, что, по-видимому, является благоприятным фактором для *A. ambigua*. Этот вид, наиболее космополитный из всех представителей рода, отличается широким оптимумом в отношении трофических условий (Трифонова, 1990).

Значительную роль в фитопланктоне исследованных водоемов играют мелкоклеточные виды из родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*. В мезотрофных Верхнем и Среднем озерах преобладали виды рода *Cyclotella*, а в эвтрофных Нижнем оз. и Сестрорецком Разливе более обильны были виды рода *Stephanodiscus*. Массовое развитие мелкоклеточных центрических диатомей характерно для эвтрофирующихся водоемов, например для удобряемых озер (Лаврентьева, 1986). Такие виды, как *Cyclotella meneghiniana*, *C. pseudostelligera* и *Stephanodiscus hantzschii*, в эвтрофных водах достигают высокой численности и при массовом развитии могут служить показателями загрязнения.

Известно также, что виды рода *Fragilaria*, включая представителей, прежде относимых к роду *Synedra*, наибольшего развития достигают в среде, богатой органическим веществом и могут служить индикаторами эвтрофного состояния водоемов (Трифонова, 1990).

Сукцессия диатомовых водорослей прослежена и на других урбанизированных водоемах мира. Так, в оз. Вашингтон (США), куда в течение 80 лет поступали сточные воды г. Сиэтла, анализ стратиграфии донных отложений показал, что в результате эвтрофирования доминировавшая в озере *Aulacosira italica* постепенно сменялась видами рода *Fragilaria*, а в начале 1970-х годов диатомовые водоросли были вытеснены синезелеными (Edmonson, 1975). В гипертрофном оз. Шляхтензее, расположенном в окрестностях Берлина, где полностью преобладали синезеленые водоросли, только весенний пик в марте—апреле определялся мелкоклеточными видами рода *Stephanodiscus* и видами рода *Fragilaria* (Chorus, 1989). Мелкоклеточные виды рода *Stephanodiscus* и *Cyclotella pseudostelligera* доминируют зимой и в начале весны в мелководном гипертрофном оз. Лох-Ливен в Шотландии (Bailey-Watts, 1986). В высокоэвтрофном оз. Вишневском (Карельский перешеек, Ленинградская обл.) весной и осенью в массе развиваются виды рода *Fragilaria* и *Asterionella*, а в течение сезона отмечается несколько вспышек развития *Aulacosira ambigua* (Trifonova, Davidova, 1983; Трифонова, 1990).

Сукцессия планктонных диатомовых водорослей при эвтрофировании водоемов идет от бедного диатомового планктона с преобладанием истинно-планктонных видов ацидофилов и галофобов через стадии с богатой смешанной диатомовой флорой к преобладанию в мелководных гипертрофных водоемах литоральных и алкалифильных организмов, способных к гетеротрофному росту в среде, богатой органическим веществом (Трифонова, 1990). Решающим фактором сукцессии является конкурентная способность отдельных видов при меняющемся соотношении биогенных элементов в среде. Наибольшей конкурентной способностью в условиях высокого содержания фосфора характеризуются мелкоклеточные центрические диатомеи и виды рода *Fragilaria* (Tilman et al., 1986).

Благодарности

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49330).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—91.

Водные объекты Санкт-Петербурга / Под ред. С. А. Кондратьева и Г. Т. Фрумина. СПб., 2002. 348 с.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 128 с.

Генкал С. И., Корнева Л. Г. Новые находки диатомовых водорослей (*Centrophyceae*) из волжских водохранилищ (Россия) // Альгология. 2001. Т. 11. № 4. С. 457—461.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Некоторые новые и редкие виды центрических диатомовых водорослей водоемов Северо-Запада России и Прибалтики // Биология внутренних вод. 2001. № 3. С. 11—19.

Гусева К. А. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним // Тр. Всесоюз. гидробиологич. общ-ва. М., 1952. Т. 4. С. 3—94.

Гусева К. А. К методике учета фитопланктона // Тр. Института биол. водохранилищ. М., 1959. Т. 2. С. 73—74.

Гутельмахер Б. Л. Метаболизм планктона как единого целого. Л., 1986. 155 с.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли-индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 244 с.

Диатомовые водоросли СССР, ископаемые и современные. СПб., 1992. Т. 2. Вып. 2. 126 с.

Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1951. Вып. 4. 620 с.

Еленкин А. А. О годовой смене фитопланктона во 2-м озере в Озерках (окр. Ленинграда) // Бот. матер. Ин-та Спор. раст. Гл. Бот. сада РСФСР. 1924. Т. 3. Вып. 1—12. С. 56—62.

Лаврентьева Г. М. Фитопланктон малых удобряемых озер. М., 1986. 103 с.

Павлова О. А. Состояние фитопланктона малых водоемов г. С.-Петербурга под влиянием урбанизированного ландшафта // Региональная экология. 1999. № 4. С. 70—74.

Сохранение природной экосистемы водоема в урбанизированном ландшафте. Л., 1984. 144 с.

Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990. 184 с.

Bailey-Watts A. The abundance, size distribution and species composition of unicellular *Centrales* assemblages at late winter-early spring maxima in Loch Leven (Kinross, Scotland) 1968—1985 // Proc. of 9th Diatom Symposium. Koenigstein, 1986. P. 1—16.

Chorus I. Phytoplankton und Primarproduction im Schlachtensee 1982/1983, zu Beginn der Sanierung // WaBoLu Hefte, Institut für Wasser-Boden und Lufthygiene des Bundesgesundheitsamtes. Berlin, 1989. Bd 3. 106 S.

Edmondson W. T. Microstratification of Lake Washington sediments // Verh. Internat. Vereinig. Limnol. 1975. Vol. 19. P. 770—775.

Håkansson H. A complication and evaluation of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // Diatom Research. 2002. Vol. 17. N 1. P. 1—139.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/3. Stuttgart, Jena. 1991. 576 S.

Tilman D., Kiesling D., Sterner R. et al. Green, bluegreen and diatom algae: Taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen // Arch. Hydrobiol. 1986. Bd 106. H. 4. S. 473—485.

Trifonova I., Davidova N. Diatoms in the plankton and sediments of two lakes of different trophic type // Hydrobiologia. 1983. Vol. 103. P. 265—268.

SUMMARY

Species composition, abundance and role of diatom algae in total phytoplankton biomass have been studied on the data of many-years observations on three lakes of the Suzdal system and Sestroretskii Razliv located within the precincts of St. Petersburg. Seasonal dynamics and long-term succession influenced by eutrophication have been traced. The original electron microphotos of centric diatoms are given.

УДК 582.2

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 11

© А. Г. Десницкий

ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЦЕНОБИАЛЬНЫХ ВОЛЬВОКСОВЫХ (*VOLVOCACEAE, CHLOROPHYTA*)

A. G. DESNITSKI. PECULIARITIES OF THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF COENOBIAL VOLVOCINE ALGAE (*VOLVOCACEAE, CHLOROPHYTA*)

Биологический научно-исследовательский институт
С.-Петербургского государственного университета
198504 С.-Петербург, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе, д. 2
E-mail: desn@peterlink.ru
Поступила 20.06.2002
Окончательный вариант получен 15.04.2003

Обобщены сведения о географическом распространении 36 видов из 7 родов сем. *Volvocaceae* sensu Nozaki (*Pandorina*, *Volvulina*, *Yamagishiella*, *Eudorina*, *Platydorina*, *Pleodorina* и *Volvox*). Выявлены космополитные виды и виды, характеризующиеся локальным распространением. Предпринята попытка связать широтное распространение ценобиальных вольвоксовых водорослей с облигатно дифференцированными соматическими клетками (22 вида родов *Volvox* и *Pleodorina*) с особенностями деления клеток в ходе формирования новых ценобиев.

Ключевые слова: *Volvocaceae*, географическое распространение, циклы развития.

Ценобиальные вольвоксовые являются характерными представителями пресноводного фитопланктона, однако в литературе отсутствуют обобщающие данные по их географическому распространению. Сведения о мировом распространении всех 18 видов рода *Volvox* (L.) Ehrenberg были опубликованы ранее (Десницкий, 1996, 1997). В настоящей статье приводятся сведения о распространении видов остальных родов сем. *Volvocaceae* sensu Nozaki. Сделано сопоставление географического распределения ценобиальных вольвоксовых с некоторыми эколого-физиологическими особенностями их циклов развития.

Традиционно к сем. *Volvocaceae* Cohn относили роды *Gonium* Müller, *Pandorina* Bory, *Eudorina* Ehrenberg, *Platydorina* Kofoid, *Volvulina* Playfair, *Pleodorina* Shaw и

Volvox (Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Starr, 1980; Ettl, 1983; Bold, Wynne, 1985, и др.).

До сих пор объем сем. *Volvocaceae* и его взаимоотношения с другими семействами ценобиальных *Volvocales* (кроме занимающего четко обособленное положение сем. *Spondylomoraceae* Korschikoff) являются предметом дискуссий. В течение последних 10 лет Н. Nozaki с большой группой соавторов, используя как морфологический (Nozaki, Kuroiwa, 1992; Nozaki, 1993, 1996; Nozaki, Itoh, 1994; Nozaki et al., 1996), так и молекулярно-филогенетический подходы (Nozaki et al., 1995, 1999, 2000), предприняли попытку таксономической ревизии ценобиальных вольвоксовых. В частности, род *Gonium* был переведен из сем. *Volvocaceae* в сем. *Goniaceae* Pascher, которое включает, по мнению Nozaki, роды *Gonium* и *Astrephomene* Pocock (вследствие чего сем. *Astrephomenaceae* Pocock ликвидируется). Кроме того, из рода *Gonium* были исключены 2 вида, характеризующиеся 4-клеточными ценобиями — *G. sociale* (Dujarden) Warming и *G. sacculiferum* Scherffel (=*Basichlamys sacculifera* (Scherffel) Skuja), предложено сем. *Tetrabaenaceae* Nozaki et Itoh, объединяющее 2 вида — *Tetrabaena socialis* (Dujarden) Nozaki et Itoh и *Basichlamys sacculifera* — и выделен новый род *Yamagishiella* Nozaki с единственным видом *Y. unicocca* Nozaki (=*Pandorina unicocca* Rayburn et Starr) (Nozaki, Kuroiwa, 1992).

Ряд альгологов (Hoops et al., 1994; Schagerl, Angeler, 1998) полностью поддержали идеи Nozaki, в то время как другие исследователи (Buchheim et al., 1994; Coleman et al., 1994; Coleman, 1996a, b, 1999) продолжают придерживаться традиционных взглядов на принадлежность рода *Gonium* (включая виды с 4-клеточными ценобиями) к сем. *Volvocaceae*. Выделение в сем. *Volvocaceae* нового рода *Yamagishiella* Nozaki не вызвало серьезных возражений.

В настоящей статье принимается точка зрения Nozaki на объем сем. *Volvocaceae*, поскольку она основывается на морфологических (анализ ультраструктуры внеклеточного студенистого матрикса) и молекулярных данных. Мы придаем большое значение процессу инверсии (выворачивания) молодых ценобиев *Pandorina*, *Volvulina*, *Yamagishiella*, *Eudorina*, *Platydorina*, *Pleodorina* и *Volvox* — важному онтогенетическому критерию, четко отграничивающему около 40 видов из 7 родов, принадлежащих к сем. *Volvocaceae* sensu Nozaki, от остальных вольвоксовых.

Для анализа географического распространения ценобиальных водорослей сем. *Volvocaceae* sensu Nozaki были использованы библиографии и указатели к отечественной литературе по водорослям (Еленкин, Оль, 1935, 1950; Голлербах и др., 1966; Красавина, 1968; Голлербах, Красавина, 1971; Красавина и др., 1978, 1983; Красавина, Цветкова, 1983), ряд флористических работ (Лаврентьева, 1977; Комаренко, Васильева, 1978, Эргашев, 1980; Музафаров, 1981; Сафонова, Ермолаев, 1983; Гецен, 1985; Сиренко и др., 1989; Трифонова, 1990; Гецен и др., 1994; Науменко, 1995; Хисориев, 1995; Баринова, Медведева, 1996; Штина, 1997; Масюк, Лилицкая, 2000, и др.), зарубежные сводки по вольвоксовым (Iyengar, 1933; Goldstein, 1964; Iyengar, Desikachary, 1981; Ettl, 1983; Nozaki, 1990; Nozaki, Kuroiwa, 1992; Zalocar, 1993, и др.), работы с описанием новых видов *Volvocaceae* (Starr, 1962; Rayburn, Starr, 1974; Nozaki et al., 1989; Nozaki, Kuroiwa, 1990, 1991), обзоры по альгофлоре различных регионов (Kammerer, 1938; Prescott, 1955; Gessner, 1956; Stein, Borden, 1979; Sheath, Steinman, 1982; Nozaki, Ohtani, 1992; Царенко и др., 1996; Масюк и др., 1999; Ortega-Mayagoitia, Rojo, 2000, и др.), а также каталог Техасской коллекции культур водорослей (Starr, Zeikus, 1993). Ценные сведения о клонах ценобиальных вольвоксовых можно найти в молекулярно-филогенетических работах последних лет (Mai, Coleman, 1997; Angeler et al., 1999; Coleman, 2001).

Ниже представлены детальные сведения о распространении в разных частях света видов *Pandorina*, *Volvulina*, *Yamagishiella*, *Eudorina*, *Platydorina* и *Pleodorina*. В список видов не включена *Volvulina boldii* O'Neil et Starr nomen nudum, представленная в Техасской коллекции (Starr, Zeikus, 1993) 3 клонами из Австралии. Не включены также несколько недостаточно изученных или сомнительных видов (например, *Pandorina minodii* Chodat, *P. protuberans* Tiffany, *Eudorina echidna* Swirenko, *E. interconnexa*

Prescott). Таким образом, с учетом уже опубликованных данных по роду *Volvox* (Десницкий, 1996, 1997), собрана информация о распространении 36 видов из всех 7 родов сем. *Volvocaceae* sensu Nozaki.

Pandorina charkowiensis Korschikoff. Европа — Россия (Ленинградская и Псковская области, бассейны Волги и Дона), Беларусь, Молдова, Украина, Финляндия; Азия — Россия (водохранилища Обского и Ангарского каскадов, Якутия), Закавказье, Казахстан, Центр. Азия; Сев. Америка — США (вост. и центр. штаты).

P. colemaniae Nozaki. Азия — Япония; Южн. Америка — Аргентина.

P. morum (Müller) Bory. Широко распространена на всех континентах (кроме Антарктиды), как в тропиках (Индия, ЮАР, зона Панамского канала, Венесуэла), так и в умеренных и высоких широтах. В Европе ареал достигает Кольского п-ова и Исландии, в Азии — п-ова Таймыр и Новосибирских островов, в Сев. Америке — мыса Барроу и Гренландии, а в Южн. Америке — Огненной Земли.

P. smithii Chodat. Европа — Австрия, Греция, Чехия, Швейцария; Сев. Америка — США (штат Висконсин).

Volvulina compacta Nozaki. Азия — Непал.

V. pringsheimii Starr. Сев. Америка — США (штаты Алабама и Техас).

V. steinii Playfair (=*V. playfairiana* Skvortzov, = *Eudorina steinii* (Playfair) Printz). Европа — Россия (Ленинградская обл.), Великобритания, Италия, Украина, Швейцария; Азия — Китай, Непал, Япония; Африка — ЮАР; Сев. Америка — США (штаты Индиана, Калифорния, Миннесота, Небраска, Техас), Канада (провинция Британская Колумбия); Южн. Америка — Аргентина, Бразилия, Чили; Австралия; Новая Зеландия.

Yamagishiella unicocca (Rayburn et Starr) Nozaki (=*Pandorina unicocca* Rayburn et Starr). Европа — Австрия, Германия, Украина, Финляндия, Швеция; Азия — Китай, Япония; Сев. Америка — США (штаты Айова, Индиана, Орегон, Род Айленд); Южн. Америка — Чили.

Eudorina conradii Goldstein (=*E. elegans* sensu Conrad). Европа — Бельгия; Сев. Америка — США (штат Миннесота).

E. cylindrica Korschikoff. Европа — Россия (бассейны Волги и Дона), Австрия, Молдова, Украина; Азия — Россия (водохранилища Обского и Ангарского каскадов, Якутия), Казахстан; Сев. Америка — США (штат Айова); Южн. Америка (в сводке H. Ettl (1983) страна не указана).

E. elegans Ehrenberg. Широко распространена на 6 континентах, как в тропиках (Индия, ЮАР, зона Панамского канала, Венесуэла), так и в умеренных и высоких широтах. В Европе ареал достигает Кольского п-ова, в Азии — п-ова Таймыр и Новосибирских островов, в Сев. Америке — мыса Барроу.

E. illinoisensis (Kofoid) Pascher (=*Pleodorina illinoisensis* Kofoid). Европа — Россия (Ленинградская обл., Краснодарский край, бассейн Волги), Австрия, Великобритания, Венгрия, Германия, Молдова, Украина; Азия — Россия (бассейн Иртыша), Закавказье, Центр. Азия, Индия; Сев. Америка — США (штаты Висконсин, Иллинойс, Миннесота); Центр. Америка — зона Панамского канала; Южн. Америка — Бразилия, Чили.

E. unicocca Smith. Европа — Украина, Чехия; Сев. Америка — США (штаты Иллинойс, Индиана, Калифорния, Массачусетс, Мичиган, Огайо), Канада (провинция Британская Колумбия); Центр. Америка — зона Панамского канала.

Platydorina caudata Kofoid. Европа и Азия (бассейны Волги и Иртыша); Сев. Америка — США (бассейн Миссисипи, Калифорния); Южн. Америка — Чили.

Pleodorina californica Shaw (=*P. westii* Tiffany, =*Eudorina californica* (Shaw) Goldstein). Европа — Россия (Краснодарский край), Украина, Бельгия, Великобритания, Франция, Чехия; Азия — Россия (Приморский край), Закавказье, Казахстан, Центр. Азия; Сев. Америка — США (штаты Индиана, Калифорния, Теннесси); Центр. Америка — зона Панамского канала; Южн. Америка — Аргентина, Чили.

P. indica (Iyengar) Nozaki (=*Eudorina indica* Iyengar). Европа — Австрия; Азия — Индия; Сев. Америка — Мексика; Южн. Америка — Аргентина.

P. japonica Nozaki. Азия — Япония.

P. sphaerica Iyengar (=*Eudorina sphaerica* (Iyengar) Goldstein). Азия — Индия.

Наиболее распространенными видами, встречающимися на 6 континентах, являются *Volvox aureus* Ehrenberg, *Pandorina morum*, *Volvulina steinii* и *Eudorina elegans*. На 5 континентах найден *Volvox africanus* West, на 4 — *V. globator* (Linnaeus) Ehrenberg, *V. tertius* Meyer, *Yamagishiella unicocca*, *Eudorina cylindrica*, *E. illinoisensis*, *Platydorina caudata*, *Pleodorina californica* и *P. indica*.

Platydorina caudata, зарегистрированная на 4 континентах, является характерным представителем пресноводного фитопланктона только на Среднем Западе США (в бассейне реки Миссисипи — Coleman, 1996b), за пределами этого региона данный вид является чрезвычайно редким. Имеются его однократные находки в Калифорнии (Coleman, 1996b), Европе (Коршиков, 1938а), Азии (Андреев и др., 1963) и Южной Америке (Parra et al., 1983). Вид *Volvulina steinii*, отмеченный на 6 континентах, является, по-видимому, теплолюбивым (см.: Pocock, 1954). Он изредка встречается на Украине (см.: Коршиков, 1938б; Сиренко и др., 1989; Масюк, Лилицкая, 2000), в Европейской России (Ленинградская обл.) был найден лишь однажды (Kisselew, 1931), для Азиатской России не указывался.

Многие виды, такие как *Volvox amboensis* Rich et Pocock, *V. capensis* Rich et Pocock, *V. gigas* Pocock, *V. perglobator* Powers, *V. pocockiae* Starr, *V. powersii* (Shaw) Printz, *V. prolificus* Iyengar, *V. spermatosphaera* Powers, *Volvulina compacta*, *V. pringsheimii*, *Pleodorina japonica*, *P. sphaerica*, в настоящее время характеризуются локальным распространением. Однако необходимо учитывать неполную изученность водорослей этой группы.

Критерию типично космополитных видов в сем. *Volvocaceae* sensu Nozaki, по-видимому, соответствуют только *V. aureus*, *P. morum* и *E. elegans*. В частности, эти виды зарегистрированы в Арктике (Косинская, 1956; Prescott, Vinyard, 1965; Ермолаев и др., 1971; Sheath, Hellebust, 1978), на Огненной Земле (крайний юг Южной Америки — Zalocar, 1993) и в горах (например, на плоскогорье Руидашт в горном Таджикистане на высоте 2600 м над ур. м. — Киселев, Возженникова, 1950).

Однако в отношении названных выше космополитных видов необходимо сделать пояснения. Исследование нескольких десятков изолятов *P. morum*, взятых из разных мест земного шара и введенных в культуру, показывает, что этот морфологически однообразный вид в действительности объединяет более 20 репродуктивно изолированных группировок (сингенов), которые различаются как по гаплоидному числу хромосом (от 2 до 14), так и по молекулярно-генетическим характеристикам (Coleman, 1977, 2001; Coleman, Zollner, 1977; Coleman et al., 1994, и др.). Особенно важно, что генетическая дистанция внутри этого вида совершенно не связана с географической обособленностью. Например, 2 клона *P. morum*, взятые из маленького пруда на Среднем Западе США, могут быть репродуктивно изолированы и сильно различаться по числу хромосом, но в то же время один из них может быть по кариотипу неотличим от линий *P. morum*, происходящих из Европы или Азии (максимальная удаленность 12 тыс. км), и способен скрещиваться с этими линиями. Таким образом, некоторые сингены распространены очень широко (например, от США до Китая, Индии, Непала и Таиланда), однако большинство сингенов *P. morum* характеризуется локальным распространением — протяженность ареала обычно не более нескольких десятков километров (максимально 300 км), а иногда ареал ограничен лишь одним водоемом.

Такая же картина складывается и в отношении морфологически однообразного вида *E. elegans*. Разные линии сильно отличаются по гаплоидному числу хромосом (от 4 до 16 — Coleman, 1979; Starr, Zeikus, 1993; Седова, 1996) и по молекулярно-генетическим характеристикам (Larson et al., 1992; Kirk, 1998, и др.). В резком контрасте с *P. morum* и *E. elegans* оказывается космополитный вид *Gonium pectorale* Müller, встречающийся на 6 континентах (как в низких, так и в высоких широтах). Он, по-видимому, состоит из одного сингена (Coleman et al., 1994) (принадлежность вида к сем. *Volvocaceae*, как уже говорилось выше, является спорной). Клоны *G. pectorale*, изолированные из разных мест земного шара, сходны как по гаплоидному числу хромосом, так и по результатам генного секвенирования. Эти различия можно было бы объяснить, с одной стороны, тем, что *P. morum* и *E. elegans* являются более древними видами, чем *G. pectorale*, а с другой — не исключено, что *P. morum* и *E. elegans* имеют менее стабильный геном (Coleman et al., 1994).

В этой связи интересно вспомнить о взглядах В. И. Полянского на этот круг проблем. В серии его важных теоретических работ (Полянский, 1936, 1956, 1958, 1959), посвященных связанным между собой вопросам структуры вида, внутривидовой изменчивости и географии пресноводных водорослей, было выдвинуто, в частности, положение о том, что существуют как поливалентные, полиморфные виды (заключающие несколько мелких константных единиц), так и виды моновалентные (лишенные подобной дифференциации). По нашему мнению, взгляды Полянского на проблему вида у водорослей сохраняют свою актуальность. Таким образом, в свете исследований последних лет есть основания считать, что *P. morum* и *E. elegans* являются поливалентными видами, а *G. pectorale* — моновалентным видом. На примере *G. pectorale* хорошо видно, что космополитом может быть не только поливалентный, но и моновалентный вид ценобиальных вольвоксовых.

Поливалентная структура *V. aureus*, которую предполагал Полянский (1950) на основании собственных наблюдений и литературных данных (Mainx, 1929), подтверждается работами последних десятилетий. Так, у *V. aureus* наряду с линиями, характеризующимися регулярным формированием половых ценобиев и покоящихся зигот (Darden, 1966; Müller, 1989), есть клоны, где половые ценобии не формируются, а покоящиеся стадии представлены партеноспорами (Darden, 1968; Starr, Zeikus, 1993; Desnitski, 2000; Десницкий, 2002). Учитывая данные, полученные в исследованиях культур *Volvox africanus* (Starr, 1971) и *V. carteri* Stein (Kirk, 1998), можем предполагать, что эти 2 вида также являются поливалентными (хотя они и не космополиты). Однако многие виды ценобиальных вольвоксовых, как встречающиеся на нескольких континентах (*Eudorina cylindrica*, *E. illinoisensis*, *Platydorina caudata*, *Pleodorina californica*, *P. indica*, *Volvox globator* и др.), так и характеризующиеся в настоящее время локальным распространением (*Pleodorina japonica*, *P. sphaerica*, *Volvox spermatosphaera* и т. д.), до сих пор не настолько хорошо изучены, чтобы можно было четко сказать, являются ли они моновалентными или поливалентными.

Следует отметить, что *V. aureus* является единственным представителем рода *Volvox*, у которого известны партеноспоры. По-видимому, это могло бы быть одной из причин, объясняющих столь широкое распространение данного вида. В связи со сказанным уместно сослаться на работу J. Maynard Smith (Мэйнард Смит, 1981), который, проанализировав обширный ботанический и зоологический материал, подчеркивал, что виды, утратившие способность к половому размножению, часто расселены более широко, хотя имеют ограниченные эволюционные перспективы.

Одна из первых попыток провести анализ широтного распространения ценобиальных вольвоксовых была предпринята более 60 лет тому назад G. Kammerer (1938). Однако в то время фактических данных для этого было явно недостаточно.

Для анализа распространения ценобиальных вольвоксовых на разных широтах была использована та же литература, что и в проведенном выше анализе распространения этих водорослей на разных континентах. Оказалось, что почти половина представителей сем. *Volvocaceae* sensu Nozaki — *Pandorina colemaniae*, *Volvulina compacta*, *V. pringsheimii*, *Pleodorina indica*, *P. japonica*, *P. sphaerica*, *Volvox africanus*, *V. am-*

boensis, *V. barberi* Shaw, *V. capensis*, *V. dissipatrix* (Shaw) Printz, *V. gigas*, *V. merrillii* Shaw, *V. obversus* (Shaw) Printz, *V. pocockiae*, *V. prolificus*, *V. rousseletii* West — встречаются только в тропических и (или) субтропических зонах Северного или Южного полушарий. Некоторые виды, например *Pandorina smithii*, *Eudorina conradii*, *Volvox perglobator*, *V. powersii* (Shaw) Printz, *V. spermatosphaera*, зарегистрированы только в умеренных (иногда также в субтропических) широтах Северного полушария. Ряд видов — *Pandorina morum*, *Volvulina steinii*, *Eudorina elegans*, *E. illinoisensis*, *E. unicocca*, *Pleodorina californica*, *Volvox aureus*, *V. carteri*, *V. globator*, *V. tertius* — встречаются как в тропических и субтропических, так и в умеренных широтах. Из последней группы водорослей несколько видов распространены вплоть до Северного полярного круга (*V. globator*, *V. tertius*) или даже пересекают его (*Pandorina morum*, *Eudorina elegans*, *Volvox aureus*).

Нам представляется интересной попытка увязать особенности широтного распространения некоторых *Volvocaceae* с особенностями циклов их развития. Прежде всего заслуживает внимания разнообразие типов клеточного деления в пределах рода *Volvox* (Десницкий, 1984, 1995; Desnitski, 1995). У ряда видов вольвокса (например, *V. carteri*, *V. powersii*, *V. spermatosphaera*) цикл бесполого развития характеризуется быстрым (интервал между делениями не более 1 ч) и независимым от света протеканием серии последовательных гонидиальных делений; такой цикл развития называется палинтомическим. Напротив, у других видов вольвокса (*V. aureus*, *V. globator*, *V. tertius*) палинтомии в ходе бесполого размножения нет — деления медленные (интервал между ними составляет 3—4 ч) и происходят только на свету. Однако род *Volvox* является единственным родом ценобиальных вольвоксовых, в пределах которого есть виды как с палинтомическим, так и с непалинтомическим циклом бесполого развития; в других родах все виды характеризуются палинтомическим циклом бесполого развития (см.: Coleman, 1979; Десницкий, 1981). Уместно также отметить, что роды *Volvox* и *Pleodorina* отличаются от остальных родов сем. *Volvocaceae* стойкой дифференциацией ценобиев на соматические и репродуктивные клетки (Nozaki, Itoh, 1994).

Из палинтомических видов вольвокса дальше всего на север (примерно до 48—57° с. ш.) в Сев. Америке проникают *V. carteri* и *V. spermatosphaera* (Stein, Borden, 1979; Десницкий, 1996). Палинтомическая *Pleodorina californica*, у которой, согласно нашим данным, быстрые деления гонидий могут происходить в темноте, в Северном полушарии, как и палинтомические виды вольвокса, не была зарегистрирована севернее 50—57° с. ш. (Красавина, 1968; Голлербах, Красавина, 1971; Ettl, 1983). Другие виды *Pleodorina* также не встречаются в высоких широтах Северного полушария (Nozaki et al., 1989; Starr, Zeikus, 1993).

В высоких широтах Северного полушария (севернее 50—57° с. ш.) обнаружены *V. aureus*, *V. globator* и *V. tertius*, т. е. 3 непалинтомических вида вольвокса. Кроме того, в этих же широтах встречаются палинтомические виды, не имеющие стойкой дифференциации ценобиев на соматические и репродуктивные клетки: *Pandorina charkowiensis*, *P. morum*, *Volvulina steinii*, *Eudorina cylindrica*, *E. elegans*, *E. illinoisensis* и виды рода *Gonium* (Kisselew, 1931; Косинская, 1956; Ермолаев и др., 1971; Комаренко, Васильева, 1978; Sheath, Steinman, 1982, и др.). Все эти виды встречаются в Европе, Азии и Сев. Америке, также и в более низких широтах. Эндемиков в высоких широтах Северного полушария нет.

Принципиально сходная картина широтного распространения ценобиальных вольвоксовых наблюдается и в Южном полушарии (Parra et al., 1983; Zalocar, 1993), где палинтомические виды *Volvox* и *Pleodorina* не встречаются южнее 32—36° ю. ш., тогда как ареалы видов *Volvox* с редуцированной палинтомией простираются гораздо дальше на юг, причем *V. aureus* и *V. tertius* были найдены на Огненной Земле (около 55° ю. ш.).

Преимуществом развития *Volvox* со светозависимым протеканием серии клеточных делений, по-видимому, является значительная степень автономности протекания делений и репликации ДНК, вне зависимости от колебаний температуры, что представляется весьма важным в условиях прохладного северного климата и длинного летнего дня. В пользу такого предположения косвенно говорят цитофизиологические исследования, проведенные на культурах зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* Dangeard (Donnan, John, 1983; McAteer et al., 1985) и диатомовой водоросли *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal (Heath, Spencer, 1985; Heath, 1986). У обоих видов изменения температуры в довольно широких пределах (у *T. pseudonana* в интервале от 7.5 до 17.5 °С, у *C. reinhardtii* — от 20 до 30 °С) практически не влияют на то, с какой скоростью клетки водорослей завершают светозависимую часть клеточного цикла.

Таким образом, среди представителей сем. *Volvocaceae*, имеющих облигатно дифференцированные соматические клетки (22 вида родов *Volvox* и *Pleodorina*), в высокие широты (севернее 50—57° с. ш.) проникают только 3 вида вольвокса, у которых формирование новых ценобиев (серия последовательных гонидиальных делений) инициируется в начале светового периода (в утренние часы), темп делений медленный и с наступлением темноты (ночью) деления гонидий временно прекращаются. Эти особенности суточных ритмов и светотемнового контроля делений гонидий имеют адаптивное значение в условиях длинного летнего дня и могли быть важны для формирования современной флоры пресноводных зеленых водорослей высоких широт Северного полушария.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев Г. П., Горячева Г. И., Скабичевский А. П. и др. Водоросли реки Иртыш и его бассейна // Тр. Томского ун-та. Сер. биол. 1963. Т. 152. С. 69—103.

Баринова С. С., Медведева Л. А. Атлас водорослей — индикаторов сапробности (российский Дальний Восток). Владивосток, 1996. 364 с.

Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л., 1985. 165 с.

Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург,1994. 148 с.

Голлербах М. М., Еленкин А. А., Красавина Л. К., Оль Л. А. Библиография советской литературы по водорослям за 1936—1940 гг. Л., 1966. 170 с.

Голлербах М. М., Красавина Л. К. Водоросли. Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960 гг. Л., 1971. 624 с.

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. Зеленые водоросли. Класс вольвоксовые. *Chlorophyta*: *Volvocineae*. М.; Л., 1959. 231 с.

Десницкий А. Г. Клеточные циклы у вольвокса и некоторых других зеленых жгутиконосцев (*Volvocales*) // Цитология. 1981. Т. 23. № 3. С. 243—253.

Десницкий А. Г. Некоторые особенности регуляции клеточных делений у вольвокса // Цитология. 1984. Т. 26. № 3. С. 269—274.

Десницкий А. Г. О скорости клеточных делений в ходе бесполого развития у *Volvox globator* и *V. spermatosphaera* (*Chlorophyta, Volvocales*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 40—42.

Десницкий А. Г. О географическом распространении видов рода *Volvox* (*Chlorophyta, Volvocales*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 3. С. 28—33.

Десницкий А. Г. Обзор видов рода *Volvox* // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1997. Вып. 4 (№ 24). С. 19—29.

Десницкий А. Г. Покоящиеся стадии зеленого жгутиконосца вольвокса в естественных условиях обитания // Онтогенез. 2002. Т. 33. № 2. С. 136—138.

Еленкин А. А., Оль Л. А. Библиография альгологических трудов в пределах СССР с 1926 г. по 1930 г. включительно // Тр. БИН АН СССР. 1935. Сер. 2. Вып. 2. С. 171—255.

Еленкин А. А., Оль Л. А. Библиография альгологических трудов в пределах СССР с 1931 по 1935 г. включительно // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 2. Вып. 5. С. 95—115.

Ермолаев В. И., Левадная Г. Д., Сафонова Т. А. Альгофлора водоемов окрестностей Таймырского стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность / Под ред. Б. А. Тихомирова. Л., 1971. С. 116—129.

Киселев И. А., Возженникова Т. Ф. Материалы к изучению флоры водорослей водоемов бассейна р. Аму-Дарьи // Тр. ЗИН АН СССР. 1950. Т. 9. Вып. 1. С. 281—343.

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные зеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1978. 283 с.

Коршиков А. А. Визначник прісноводних водоростей УРСР. IV. *Volvocineae*. Київ, 1938а. 184 с.

Коршиков А. А. О нахождении *Volvulina steinii* Playfair на Украине // Бюл. МОИП. Отд. биол. Нов. сер. 1938б. Т. 47. Вып. 1. С. 56—63.

Косинская Е. К. К флоре пресноводных водорослей Новосибирских островов // Тр. БИН АН СССР. 1956. Сер. 2. Вып. 10. С. 5—31.

Красавина Л. К. Библиография советской литературы по водорослям за 1941—1960 гг. Л., 1968. 344 с.

Красавина Л. К., Цветкова Н. Н. Водоросли. Указатель к «Библиографии советской литературы по водорослям 1961—1970». Л., 1983. 460 с.

Красавина Л. К., Цветкова Н. Н., Матвеевская И. Н. Библиография советской литературы по водорослям. 1971—1975. Л., 1978. 516 с.

Красавина Л. К., *Цветкова Н. Н.*, *Матвеевская И. Н.*, *Дмитриева Т. А.* Библиография советской литературы по водорослям за 1961—1970. Л., 1983. 580 с.

Лаврентьева Г. М. Фитопланктон водохранилищ Волжского каскада // Изв. гос. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства. 1977. Т. 114. С. 1—168.

Масюк Н. П., *Лилицкая Г. Г.*, *Вассер С. П.*, *Нево Э.* Изучение зеленых жгутиковых водорослей континентальных водоемов Израиля // Альгология. 1999. Т. 9. № 1. С. 55—66.

Масюк Н. П., *Лилицкая Г. Г. Volvocales* Oltm. // Разнообразие водорослей Украины / Под ред. С. П. Вассера, П. М. Царенко. Киев, 2000 (Альгология. 2000. Т. 10. № 4). С. 173—174.

Музафаров А. М. О географическом распределении водорослей. Ташкент, 1981. 240 с.

Мэйнард Смит Дж. Эволюция полового размножения. М., 1981. 272 с.

Науменко Ю. В. Водоросли фитопланктона реки Оби. Новосибирск, 1995. 55 с.

Полянский В. И. К вопросу о значении таксономических единиц у низших водорослей // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1936. Вып. 3. С. 7—97.

Полянский В. И. К флоре водорослей г. Самарканда // Тр БИН АН СССР. Сер. 2. 1950. Вып. 5. С. 137—147.

Полянский В. И. О виде у низших водорослей. М.; Л., 1956. 74 с.

Полянский В. И. Понятие о виде в альгологии // Проблема вида в ботанике. Ч. 1 / Под ред. П. А. Баранова. М.; Л., 1958. С. 7—33.

Полянский В. И. О целостности вида и ее эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. Вып. 4. С. 5—13.

Сафонова Т. А., *Ермолаев В. И.* Водоросли водоемов системы озера Чаны. Новосибирск, 1983. 153 с.

Седова Т. В. Кариология водорослей. СПб., 1996. 368 с.

Сиренко Л. А., *Корелякова М. Л.*, *Михайленко Л. Е.* и др. Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. Киев, 1989. 232 с.

Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990. 184 с.

Хисориев Х. Альгофлора Памира: история изучения и видовой состав // Альгология. 1995. Т. 5. № 3. С. 311—324.

Царенко П. М., *Ступина В. В.*, *Вассер С. П.* и др. Видовое разнообразие водорослей водоемов долины Хула (Северный Израиль) // Альгология. 1996. Т. 6. № 2. С. 182—194.

Штина Э. А. Флора водорослей бассейна реки Вятки. Киров, 1997. 96 с.

Эргашев А. Э. Экологические особенности водорослей водоемов Средней Азии // Водоросли и грибы Средней Азии / Под ред. К. Ю. Мусаева. Ташкент, 1980. С. 8—45.

Angeler D. G., *Schagerl M.*, *Coleman A. W.* Phylogenetic relationships among isolates of *Eudorina* species (*Volvocales*, *Chlorophyta*) inferred from molecular and biochemical data // J. Phycol. 1999. Vol. 35. N 4. P. 815—823.

Bold H. C., *Wynne M. J.* Introduction to the algae. Second edition. Englewood Cliffs (New Jersey). 1985. 720 p.

Buchheim M. A., *McAulye M. A.*, *Zimmer E. A.* et al. Multiple origins of colonial green flagellates from unicells: evidence from molecular and organismal characters // Molec. Phylogenet. Evol. 1994. Vol. 3. N 4. P. 322—343.

Coleman A. W. Sexual and genetic isolation in the cosmopolitan algal species *Pandorina morum* // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 64. N 3. P. 361—368.

*Coleman A. W.*Sexuality in colonial green flagellates // Biochemistry and physiology of protozoa. Second edition / Ed. by M. Levandowsky, S. H. Hutner. New York, 1979. Vol. 1. P. 307—340.

Coleman A. W. The Indian connection, crucial to reconstruction of the historical biogeography of freshwater algae: examples among *Volvocaceae* (*Chlorophyta*) // Nova Hedwigia. 1996a. N 112. P. 477—482.

Coleman A. W. Are the impacts of events in the earth's history discernable in the current distributions of freshwater algae? // Hydrobiologia. 1996b. Vol. 336. P. 137—142.

Coleman A. W. Phylogenetic analysis of «*Volvocaceae*» for comparative genetic studies // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1999. Vol. 96. N 24. P. 13 892—13 897.

Coleman A. W. Biogeography and speciation in the *Pandorina*/*Volvulina* (*Chlorophyta*) superclade // J. Phycol. 2001. Vol. 37. N 5. P. 836—851.

Coleman A. W., *Suarez A.*, *Goff L. J.* Molecular delineation of species and syngens in volvocacean green algae (*Chlorophyta*) // J. Phycol. 1994. Vol. 30. N 1. P. 80—90.

Coleman A. W., *Zollner J.* Cytogenetic polymorphism within the species *Pandorina morum* Bory de St. Vincent (*Volvocaceae*) // Arch. Protistenkund. 1977. Vol. 119. N 3. P. 224—232.

Darden W. H. Sexual differentiation in *Volvox aureus* // J. Protozool. 1966. Vol. 13. N 2. P. 239—255.

Darden W. H. Production of male-inducing hormone by a parthenosporic *Volvox aureus* // J. Protozool. 1968. Vol. 15. N 3. P. 412—414.

Desnitski A. G. A review on the evolution of development in *Volvox* — morphological and physiological aspects // Europ. J. Protistol. 1995. Vol. 31. N 3. P. 241—247.

Desnitski A. G. Development and reproduction of two species of the genus *Volvox* in a shallow temporary pool // Protistology. 2000. Vol. 1. N 4. P. 195—198.

Donnan L., *John P. C. L.* Cell cycle control by timer and sizer in *Chlamydomonas* // Nature. 1983. Vol. 304. N 5927. P. 630—633.

Ettl H. Chlorophyta. 1. *Phytomonadina*. Stuttgart, 1983. 807 S.

Gessner F. Das Plankton des Lago Maracaibo // Ergebnisse der Deutschen limnologischen Venezuela-Expedition 1952. Berlin, 1956. Bd 1. S. 67—92.

Goldstein M. Speciation and mating behavior in *Eudorina* // J. Protozool. 1964. Vol. 11. N 3. P. 317—344.

Heath M. R. The relationship between electron transport capacity and cell cycle stage in a marine diatom // J. Plankton Res. 1986. Vol. 8. N 6. P. 1163—1175.

Heath M. R., Spencer C. P. A model of the cell cycle and cell division phasing in a marine diatom // J. Gen. Microbiol. 1985. Vol. 131. P. 411—425.

Hoops H. J., Long J. J., Hile E. S. Flagellar apparatus structure is similar but not identical in *Volvulina steinii*, *Eudorina elegans* and *Pleodorina illinoisensis* (*Chlorophyta*): implications for the «volvocine evolutionary lineage» // J. Phycol. 1994. Vol. 30. N 4. P. 679—689.

Iyengar M. O. P. Contributions to our knowledge of the colonial *Volvocales* of South India // J. Linn. Soc. London Bot. 1933. Vol. 49. N 329. P. 323—373.

Iyengar M. O. P., Desikachary T. V. Volvocales. New Delhi, 1981. 532 p.

Kammerer G. Volvocalen und Protococcalen aus dem unteren Amazonasgebiet // Akad. Wissensch. Wien. math.-naturwiss. Klasse. Abt. I. 1938. Bd 147. Hf. 1—10. S. 183—228.

Kirk D. L. Volvox: molecular-genetic origins of multicellularity and cellular differentiation. New York, 1998. 381 p.

Kisselew J. A. Zur Morphologie einiger neuer und seltener Vertreter des pflanzlichen Mikroplanktons // Arch. Protistenkund. 1931. Bd 73. Hf. 2. S. 235—250.

Larson A., Kirk M. M., Kirk D. L. Molecular phylogeny of the volvocine flagellates // Molec. Biol. Evol. 1992. Vol. 9. N 1. P. 85—105.

Mai J. C., Coleman A. W. The internal transcribed spacer 2 exhibits a common secondary structure in green algae and flowering plants // J. Mol. Evol. 1997. Vol. 44. N 3. P. 258—271.

Mainx F. Über die Geschlechtverteilung bei *Volvox aureus* // Arch. Protistenkd. 1929. Bd 67. Hf. 1. S. 205—214.

McAteer M., Donnan L., John P. C. L. The timing of division in *Chlamydomonas* // New Phytol. 1985. Vol. 99. N 1. P. 41—56.

Müller M. Bisexuelle Fortpflanzung bei der Kugelalge *Volvox aureus* // Mikrokosmos. 1989. Bd 78. Hf. 6. S. 173—181.

Nozaki H. Colonial *Volvocales* (*Chlorophyta*) from central and east Nepal // Cryptogams of the Himalayas. Vol. 2. Central and eastern Nepal / Ed. by M. Watanabe, S. B. Malla. Tsukuba, Japan, 1990. P. 41—47.

Nozaki H. Asexual and sexual reproduction in *Gonium quadratum* (*Chlorophyta*) with a discussion of phylogenetic relationships within the *Goniaceae* // J. Phycol. 1993. Vol. 29. N 3. P. 369—376.

Nozaki H. Morphology and evolution of sexual reproduction in the *Volvocaceae* (*Chlorophyta*) // J. Plant Res. 1996. Vol. 109. N 1095. P. 353—361.

Nozaki H., Itoh M. Phylogenetic relationships within the colonial *Volvocales* (*Chlorophyta*) inferred from cladistic analysis based on morphological data // J. Phycol. 1994. Vol. 30. N 2. P. 353—365.

Nozaki H., Itoh M., Sano R. et al. Phylogenetic relationships within the colonial *Volvocales* (*Chlorophyta*) inferred from rbcL gene sequence data // J. Phycol. 1995. Vol. 31. N 6. P. 970—979.

Nozaki H., Itoh M., Watanabe M. M., Kuroiwa T. Ultrastructure of the vegetative colonies and systematic position of *Basichlamys* (*Volvocales*, *Chlorophyta*) // Europ. J. Phycol. 1996. Vol. 31. N 1. P. 67—72.

Nozaki H., Kuroiwa H., Mita T., Kuroiwa T. Pleodorina japonica sp. nov. (*Volvocales*, *Chlorophyta*) with bacteria-like endosymbionts // Phycologia. 1989. Vol. 28. N 2. P. 252—267.

Nozaki H., Kuroiwa T. Volvulina compacta sp. nov. (*Volvocaceae*, *Chlorophyta*) from Nepal // Phycologia. 1990. Vol. 29. N 4. P. 410—417.

Nozaki H., Kuroiwa T. Pandorina colemaniae sp. nov. (*Volvocaceae*, *Chlorophyta*) from Japan // Phycologia. 1991. Vol. 30. N 5. P. 449—457.

Nozaki H., Kuroiwa T. Ultrastructure of the extracellular matrix and taxonomy of *Eudorina*, *Pleodorina* and *Yamagishiella* gen. nov. (*Volvocaceae*, *Chlorophyta*) // Phycologia. 1992. Vol. 31. N 6. P. 529—541.

Nozaki H., Misawa K., Kajita T. et al. Origin and evolution of the colonial *Volvocales* (*Chlorophyceae*) as inferred from multiple, chloroplast gene sequences // Molec. Phylogenet. Evol. 2000. Vol. 17. N 2. P. 256—268.

Nozaki H., Ohta N., Takano H., Watanabe M. M. Reexamination of phylogenetic relationships within the colonial *Volvocales* (*Chlorophyta*): an analysis of atpB and rbcL gene sequences // J. Phycol. 1999. Vol. 35. N 1. P. 104—112.

Nozaki H., Ohtani S. Gonium sociale (*Volvocales*, *Chlorophyta*) from Antarctica // Japan J. Phycol. 1992. Vol. 40. N 3. P. 267—271.

Ortega-Mayagoitia E., Rojo C. Fitoplancton del Parque Nacional Las Tablas de Daimiel. 3. Diatomeas y clorofitas // Anales Jard. Bot. Madrid. 2000. Vol. 58. N 1. P. 17—37.

Parra O. O., Gonzalez M., Dellarossa V. Manual taxonomico del fitoplancton de aguas continentales. Con especial referencia al fitoplancton de Chile. 5. *Chlorophyceae*. Pt 1. Conception (Chile), 1983. 151 p.

Pocock M. A. Two multicellular motile green algae, *Volvulina* Playfair and *Astrephomene*, a new genus // Trans. Roy. Soc. South Africa. 1954. Vol. 34. Pt 1. P. 103—127.

Prescott G. W. Algae of the Panama Canal and its tributaries. 1. Flagellated organisms // Ohio J. Sci. 1955. Vol. 55. N 2. P. 99—121.

Prescott G. W., Vinyard W. C. Ecology of Alaskan freshwater algae. 5. Limnology and flora of Malikpuk lake // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1965. Vol. 84. N 4. P. 427—478.

Rayburn W. C., Starr R. C. Morphology and nutrition of *Pandorina unicocca* sp. nov. // J. Phycol. 1974. Vol. 10. N 1. P. 42—49.

Schagerl M., Angeler D. G. The distribution of the xanthophyll loroxanthin and its systematic significance in the colonial *Volvocales* (*Chlorophyta*) // Phycologia. 1998. Vol. 37. N 2. P. 79—83.

Sheath R. G., Hellebust J. A. Comparison of algae in the euplankton, tychoplankton, and periphyton of a tundra pond // Canad. J. Bot. 1978. Vol. 56. N 7. P. 1472—1483.

Sheath R. G., Steinman A. D. A checklist of freshwater algae of the Northwest Territories, Canada // Canad. J. Bot. 1982. Vol. 60. N 10. P. 1964—1997.

Starr R. C. A new species of *Volvulina* Playfair // Arch. Mikrobiol. 1962. Vol. 42. N 2. P. 130—137.

Starr R. C. Sexual reproduction in *Volvox africanus* // Contributions in phycology / Ed. by B. C. Parker, R. M. Brown. Lawrence (Kansas), 1971. P. 59—66.

Starr R. C. Colonial chlorophytes // Phytoflagellates / Ed. by E. R. Cox. New York, 1980. P. 147—163.

Starr R. C., Zeikus J. A. UTEX — the culture collection of algae at the University of Texas at Austin. 1993 list of cultures // J. Phycol. 1993. Vol. 29. Suppl. to N 2. P. 1—106.

Stein J. R., Borden C. A. Checklist of freshwater algae of British Columbia // Syesis. 1979. Vol. 12. P. 3—39.

Zalocar Y. Volvocales coloniales (*Chlorophyta*) del nordeste Argentino // Folia Bot. et Geobot. Correntesiana (Herbarium Humboldtianum, Universidad Nacional del Nordeste, Gorrientes, Argentina). 1993. N 9. P. 1—18.

SUMMARY

Data on the geographical distribution of 36 species from 7 genera of the family *Volvocaceae* sensu Nozaki (*Pandorina*, *Volvulina*, *Yamagishiella*, *Eudorina*, *Platydorina*, *Pleodorina* and *Volvox*) have been summarized. Both cosmopolitan species and species with local distribution have been detected. An attempt was made to trace a correlation of latitudinal distribution of the coenobial volvocine algae with obligatory differentiated somatic cells (22 species of the genera *Volvox* and *Pleodorina*) with peculiarities of proceeding of the cell divisions during asexual developmental cycle. In high latitudes of the Northern Hemisphere (northward of 50—57° north) only 3 species of *Volvox* occur, in which the formation of new coenobia (a series of consecutive gonidial divisions) starts with the light period (in the morning), the rate of division is slow and the gonidial divisions are temporarily blocked in darkness.

УДК 282. 29

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 11

© **Н. В. Малышева**

ЛИШАЙНИКИ — ЭПИФИТЫ КУЛЬТУРНЫХ ПЛОДОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

N. V. MALYSHEVA. EPIPHYTIC LICHENS ON CULTIVATED FRUIT TREES AND SHRUBS IN THE NORTH-WESTERN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 03.06.2003

Изучены лишайники — эпифиты плодовых деревьев и кустарников, культивируемых в Ленинградской, Новгородской, Псковской и Вологодской областях. На 26 видах плодовых деревьев и кустарников выявлено 60 видов лишайников из 27 родов. Рассмотрены особенности распределения лишайников, обсуждается вопрос о вреде лишайников — эпифитов культурных растений.

Ключевые слова: лишайники, эпифиты, плодовые деревья и кустарники, Северо-Запад России.

Одним из интересных, но малоизученных вопросов, является исследование заселения эпифитными лишайниками культурных плодовых деревьев и кустарников. Лишайниками питаются или обитают в их группировках представители многих групп беспозвоночных животных (Бязров, 1988, 2002). Среди них есть вредители плодовых деревьев и кустарников, в связи с чем возникает необходимость разработки мер борьбы против эпифитных лишайников (Новрузов, 1969).

Ранее при изучении лишайников на интродуцированных древесных растениях в арборетумах С.-Петербурга и на садово-дачных участках в окрестностях города нами в общем списке видов частично приводились лишайники на некоторых культурных растениях (Малышева, 1995, 2001). Однако обобщенной специальной сводки по лишайникам, обитающим на культурных плодовых деревьях, для Северо-Запада не было.

Целью данной работы явилось изучение эпифитных лишайников плодовых деревьев и кустарников Северо-Запада России: выявление видового состава лишайников, рассмотрение особенностей распределения по породам, а также в зависимости от возраста культур, расположение местообитаний, состояния деревьев и кустарников.

Материал и методика

В основу работы положены многолетние наблюдения и сборы лишайников на культурных растениях Северо-Запада России. Сбор материала проводился в 1990—2002 гг. в Ленинградской, Новгородской, Псковской и Вологодской областях. При сборе лишайников учитывали местонахождение (город, поселок, деревня), местообитание (сады, дачи, парки, некрополи, уличные посадки и пр.), вид дерева или кустарника, по возможности сорт и точный возраст форофита, расположение лишайников (основание ствола, ствол на уровне груди, ветви). Лишайники обнаружены на 313 экземплярах деревьев и кустарников, на них собрано и определено 766 образцов. Определение проводилось по общепринятым методикам в лабораторных условиях. Названия видов лишайников приведены в основном по работе R. Santesson (1993) с учетом последних работ по систематике, латинские названия высших растений — по С. К. Черепанову (1995), названия на русском языке — по работе Н. Н. Цвелёва (2000).

Среди деревьев и кустарников, на которых изучались лишайники, были культурные растения, а также некоторые местные дикорастущие виды, часто специально разводимые в садах (рябина, калина, дикая яблоня — для подвоя): *Actinidia arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq. — актинидия аргута, *A. kolomikta* (Maxim.) Maxim. — актинидия коломикта, *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch — ирга колосистая, *A. ovalis* Medik. — ирга овальная, *Aronia mitschurinii* Skvorts. et Maitul. — черноплодка Мичурина, *Berberis amurensis* Maxim. — барбарис амурский, *B. thunbergii* DC. cv. *Aurea* — барбарис Тунберга, *B. vulgaris* L. cv. *Atropurpurea* — барбарис обыкновенный, *Cerasus vulgaris* Mill. — вишня обыкновенная, ×*Cerapadus fontanesiana* (Schneid.) Buia — церападус, *Corylus avellana* L. — лещина обыкновенная, *Crataegus sanguinea* Pall. — боярышник кроваво-красный, *Grossularia reclinata* (L.) Mill. — крыжовник обыкновенный, *Hippophaë rhamnoides* L. — облепиха, *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn — жимолость съедобная, *Malus domestica* Borkh. — яблоня садовая, *M. sylvestris* Mill. — яблоня лесная, *Microcerasus tomentosa* (Thunb.) Eremin et Yushev — вишенка войлочная, *Padus avium* Mill. — черемуха обыкновенная, *Prunus domestica* L. — слива домашняя, *P. institata* L. — тернослива, *Pyrus communis* L. — груша садовая, *Ribes nigrum* L. — смородина черная, *R. rubrum* L. — смородина красная, *Sorbus aucuparia* L. — рябина обыкновенная, *Viburnum opulus* L. — калина обыкновенная.

Результаты и обсуждение

На 26 видах деревьев и кустарников выявлено 60 видов лишайников 27 родов (см. список).

Список видов эпифитных лишайников плодовых деревьев и кустарников на Северо-Западе России

Ленинградская обл. 1 — С.-Петербург; Волховский р-н: 2 — с. Старая Ладога; Всеволожский р-н: 3 — окр. д. Васкелово, 4 — окр. д. Борисова Грива, 5 — окр. пос. Грузино; Выборгский р-н: 6 — г. Выборг, 7 — пос. Яковлево; Гатчинский р-н: 8 — дер. Красницы; Кировский р-н: 9 — окр. г. Шлиссельбурга; Ломоносовский р-н: 10 — с. Копорье; Приозерский р-н: 11 — окр. пос. Сосново; 12 — окр. пос. Плодовое; Тосненский р-н: 13 — окр. пос. Радофинниково, 14 — пос. Трубников Бор, 15 —

пос. Лисино-Корпус; **Новгородская обл.** 16 — г. Новгород, 17 — г. Старая Русса; **Псковская обл.** 18 — г. Псков, 19 — г. Себеж, 20 — г. Остров; **Вологодская обл.** 21 — г. Кириллов.

Arthonia radiata (Pers.) Ach. — на коре рябины (1).

Bryoria nadvornikiana (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. — на коре сливы (9).

B. subcana (Nyl. et Stiz.) Brodo et D. Hawksw. — на коре сливы (9), яблони садовой (5).

Caloplaca holocarpa (Hoffm.) A. E. Wade — на коре калины (4, 14), яблони садовой (1, 14, 18, 19), груши (19), боярышника (1), рябины (10, 17, 19), ветвях красной смородины (14).

Candelariella vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. — на коре яблони садовой (1, 2, 16), черемухи (2), груши (19), рябины (19).

C. xanthostigma (Ach.) Lettau — на коре груши (19), вишни (20).

Cetraria sepincola (Ehrh.) Ach. — на коре яблони садовой (1, 12), сливы (9, 11, 14), рябины (3, 4, 11, 17), черемухи (12).

Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. — у основания ствола рябины (1, 12).

C. coniocraea (Flörke) Spreng. — у основания ствола рябины (1, 12).

C. fimbriata (L.) Fr. — у основания ствола рябины (12).

Evernia mesomorpha Nyl. — на коре рябины (15).

E. prunastri (L.) Ach. — на коре яблони садовой (14), вишни (1), рябины (15), на ветках крыжовника (14).

Graphis scripta (L.) Ach. — на коре рябины (12, 15), лещины (21).

Hypogymnia physodes (L.) Nyl. — на коре рябины (1—3—8, 11, 12, 14—16, 19), вишни (1—4, 11, 12, 17), вишенки войлочной (14), черемухи (1, 2, 12, 14), сливы (1, 4, 9, 11, 14, 17), терносливы (9, 11), яблони садовой (1, 2, 10, 12, 21), груши (1, 12), ирги колосистой (1, 4, 9, 12), ирги овальной (12), аронии (1, 3, 5, 7, 9, 11, 12), жимолости съедобной (14, 12), облепихи (11, 14, 12), красной (7) и черной (14) смородины, крыжовника (1, 4, 8, 11, 14), боярышника (1, 15), лещины (1, 12), барбариса амурского (12), барбариса обыкновенного (12), калины (12), актинидии коломикта (12).

H. tubulosa (Schaer) Hav. — на коре рябины (3, 5, 11, 15, 21), яблони садовой (1, 5, 9, 11, 14, 12), облепихи (11), сливы (9, 14), вишни (1, 17).

Lecanora albella (Pers.) Ach. — на коре черемухи (2).

L. allophana Nyl. — на коре яблони (12), рябины (3, 19).

L. argentata (Ach.) Malme — на коре рябины (1, 3, 4, 7, 11, 14, 12, 19), черемухи (14), яблони садовой (1, 2, 9), сливы (9, 14), груши (19), вишни (1), ирги колосистой (4, 12, 15), аронии (7), крыжовника (14), лещины (12).

L. carpinea (L.) Vain. — на коре рябины (1, 2, 14, 12, 16, 19), сливы (14), груши (14), яблони садовой (10), на ветвях черной смородины (14), крыжовника (14), лещины (1).

L. hagenii (Ach.) Ach. — на коре яблони лесной (14) и садовой (1, 19), черемухи (2, 12, 14), вишни (1), вишенки войлочной (14), калины (4, 12, 14), груши (1, 14, 19), церападуса (14), смородины черной (14) и красной (14), рябины (1, 16, 19), боярышника (1), ирги колосистой (12), барбариса обыкновенного (12).

L. cateilea (Ach.) A. Massal. — на коре аронии (19).

L. pulicaris (Pers.) Ach. — на коре рябины (1, 11, 12), яблони садовой (14), вишни (1), сливы (9, 11), терносливы (11), облепихи (12), аронии (12), ветвях барбариса амурского (12), лещины (12).

L. symmicta (Ach.) Ach. — на коре черемухи (2, 14, 21), рябины (1, 2, 4, 11, 12, 14, 15—17, 19, 21), калины (12), яблони садовой (1, 9, 14), груши (1), вишни (1, 2, 4, 17), сливы (1, 4, 9, 11, 14), груши (14), аронии (5, 9, 14), церападуса (5), ирги овальной (12), актинидии коломикта (12), на ветвях красной (14) и черной (14) смородины, крыжовника (14). барбариса амурского (12).

Lecidella elaeochroma (Ach.) M. Choisy — на коре рябины (3).

L. euphorea (Flörke) Hertel — на коре рябины (1, 12, 15, 19), лещины (12).

Lepraria incana (L.) Ach. — на коре рябины (1, 15), груши (19).

Melanelia exasperata (De Not.) Essl. — на коре яблони (12).

M. exasperatula (Nyl.) Essl. — на коре рябины (1, 4, 6, 19, 21), яблони садовой (1, 11), сливы (9), черемухи (12).

M. olivacea (L.) Essl. — на коре яблони садовой (9, 12), сливы (14), рябины (4, 15), ветвях крыжовника (14), аронии (8).

M. septentrionalis (Lynge) Essl. — на коре яблони садовой (4, 12, 14), сливы (9), терносливы (9), аронии (14), черемухи (12, 21), калины (12), барбариса амурского (12), рябины (12, 21), лещины (12).

M. subargentifera (Nyl.) Essl. — на коре рябины (1).

M. subaurifera (Nyl.) Essl. — на коре яблони садовой (12), сливы (9), груши (17).

Parmelia sulcata Taylor — на коре рябины (1—7, 11, 12, 15, 17, 21), яблони лесной (14) и садовой (1—4, 6—9, 11—14, 17, 21), вишни обыкновенной (1, 2, 4, 5, 11, 12, 17, 19), терносливы (9, 11), сливы (1, 9), груши (1, 12, 14, 17, 19), ирги колосистой (4, 12), аронии (1, 5), черемухи (1, 2, 12, 17, 18, 21), крыжовника (4, 8, 9, 11, 14), черной (14) и красной смородины (12), боярышника (15), лещины (1, 12), калины (12), актинидии коломикта (12).

Parmeliopsis hyperopta (Ach.) Arnold — на коре рябины (12).

Pertusaria albescens (Huds.) M. Choisy et Werner — на коре рябины (1).

P. carneopallida (Nyl.) Anzi — на коре рябины (15).

P. multipuncta (Turner) Nyl. — на коре рябины (15).

Phaeophyscia nigricans (Flörke) Moberg — на коре яблони садовой (9), боярышника (17).

P. orbicularis (Neck.) Moberg — на коре яблони садовой (1, 2, 9, 16—21), груши (17, 19), аронии (5, 19), крыжовника (14), рябины (1, 16, 17, 19), боярышника (1, 20), черемухи (17), калины (19), вишни (19), ирги овальной (19).

Phlyctis agelaea (Ach.) Flot. — на коре рябины (12, 15).

P. argena (Spreng.) Flot. — на коре рябины (1, 12, 19).

Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier — на коре яблони садовой (1, 2, 16, 17, 19), рябины (4, 16, 17), на ветвях черной смородины (14), крыжовника (14), черемухи (1, 18), груши (17), ирги овальной (19).

P. aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. — на коре яблони садовой (10), рябины (21).

P. caesia (Hoffm.) Fürnr. — на коре черемухи (12).

P. dubia (Hoffm.) Lettau — на коре яблони садовой (1, 2, 12, 16, 18), боярышника (1, 15), рябины (1, 17, 21), черемухи (2, 18, 21).

P. stellaris (L.) Nyl. — на коре рябины (1, 2, 4, 14, 16, 17, 19, 21), калины (4, 9, 12, 14), яблони лесной (10, 14) и садовой (1, 2, 9, 11, 12, 14, 17, 21), вишни (2, 4), ирги колосистой (9), аронии (14), сливы (5), груши (14, 19, 11), боярышника (1), черемухи (2, 18, 21), на ветвях крыжовника (4, 8, 9), смородины черной (14) и красной (14).

P. tenella (Scop.) DC. — на коре яблони садовой (1—3, 12, 14, 16, 19), сливы (5, 17), смородины черной (14) и красной (14), рябины (1, 16, 17, 19, 21), лещины (1), калины (12), вишни (17), облепихи (17), черемухи (18, 19), ирги овальной (19).

Physconia distorta (With.) J. R. Laundon — на коре яблони садовой (12), вишни (20).

P. enteroxantha (Nyl.) Poelt — на коре груши (19), рябины (19).

Platismatia glauca (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb. — на коре рябины (3, 12, 15), сливы (14).

Ramalina fastigiata (Pers.) Ach. — на коре рябины (15).

R. pollinaria (Westr.) Ach. — на коре рябины (1).

Rinodina exigua (Ach.) Gray — на ветвях барбариса амурского (12), ирги овальной (12).

R. sophodes (Ach.) A. Massal — на коре яблони садовой (1), рябины (15), смородины красной (12).

Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda — на коре рябины (1—5, 11, 12, 14, 16), калины (12), яблони садовой (1—4, 7, 9, 12—14, 20), груши (1, 17, 19), сливы (1, 5, 9, 11, 17), вишни (2, 17), вишенки войлочной (14), аронии (5, 7, 9, 12, 19), ирги (9), черемухи (1, 12, 14, 19, 21), облепихи (1, 12, 14), жимолости съедобной (14), крыжовника (4, 8, 14), смородины красной (9, 12, 14) и черной (14), лещины (1, 12), боярышника (1), актинидии аргута (12), ирги овальной (19).

Tuckermannopsis chlorophylla (Willd.) Hale — на коре боярышника (1), вишни (1), яблони садовой (1), сливы (9).

Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai — на коре яблони садовой (8, 12, 13), сливы (9), вишни (1, 5, 11), рябины (1, 11), крыжовника (8).

Xanthoria fallax (Hepp) Arnold — на коре яблони садовой (1), рябины (1).

X. parietina (L.) Th. Fr. — на коре рябины (2, 4, 14, 16, 19), калины (4, 9, 14, 19), яблони лесной (14) и садовой (1, 2, 9, 12, 14, 16, 17, 19, 21), груши (14, 19), черемухи (17), вишни (17, 19), аронии (19), ирги овальной (19), боярышника (20), на ветвях крыжовника (8, 14), смородины красной и черной (14).

X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber — на коре рябины (1, 2, 4, 12, 14, 16, 17, 21), черемухи (14, 18, 19, 21), яблони лесной (14) и садовой (1, 2, 9, 11—14, 17), сливы (4, 9, 11, 14, 17), терносливы (9, 11), груши (14), облепихи (11, 14), вишни обыкновенной (1, 2, 4, 17), калины (4, 12), аронии (1, 5, 14, 19), церападуса (5, 14), лещины (1), боярышника (1), ирги колосистой (12), ирги овальной (19), облепихи (17), на ветвях крыжовника (4, 8, 9, 11, 14), смородины черной (14) и красной (7, 14).

Наиболее представлены на плодовых деревьях и кустарниках роды *Lecanora* (8 видов), *Melanelia* (6), *Physcia* (6). Такая систематическая структура характерна для большинства урбанизированных территорий Северо-Запада России. Например, на территории садовых и дачных участков г. С.-Петербурга и его окрестностей, где на разнообразных субстратах обнаружено 70 видов лишайников 30 родов, наиболее представленными по числу видов были роды *Lecanora* (9 видов), *Cladonia* (в основном на почве) (9), *Physcia* (5), *Melanelia* (5).

Преобладают листоватые (23 вида, или 45 % от числа найденных видов) и накипные (23 вида, или 38 %) лишайники. Кустистых видов меньше — 10 (17 %). Среди морфологических отклонений можно отметить изменение типичной окраски у *Parmelia sulcata* (бурые пятна) (Ленинградская обл., пос. Плодовое, на вишне и рябине; на сливе в Старой Руссе; на рябине в Кириллове), диспигментацию слоевищ у *Hypogymnia physodes* и изменение окраски (бурые пятна) у этого вида на сливе в Старой Руссе; изменение поверхности талломов у *Hypogymnia physodes* на черемухе в окрестностях пос. Плодовое; отсутствие коры у *Parmelia sulcata* на рябинах в Старой Ладоге и на Шуваловском кладбище в С.-Петербурге; повреждение гимения у *Lecanora hagenii* на рябине в Сестрорецке (входящем в так называемый «Большой Петербург»). Возможно, отчасти изменение окраски может быть связано с обработкой стволов химическими препаратами и побелкой.

Большая часть (28 видов, или 46.7 %) найденных видов относится к мультизональным лишайникам. Доля бореальных видов (16 видов, или 26.6 %) и неморальных (15 видов, или 25.0 %) примерно одинакова. Один вид (*Pertusaria carneopallida*) является гипоарктомонтанным. В целом такое распределение по географическим группам является характерным для урбанизированных территорий Северо-Запада России.

Найденные лишайники различаются по частоте встречаемости. Наиболее часто на плодовых деревьях и кустарниках произрастают виды, устойчивые к значительному антропогенному воздействию, такие как *Hypogymnia physodes*, *Lecanora hagenii*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia stellaris*, *P. tenella*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*, *X. polycarpa*.

Условно можно выделить 3 группы форофитов — растений, на которых поселяются лишайники. Первую группу составляют используемые в насаждениях местные виды деревьев и кустарников, которые хорошо заселяются лишайниками. Это — рябина (49 видов лишайников), черемуха (19), боярышник (12 видов), калина (12), лещина (11). Исключение составляет яблоня лесная, которая иногда используется в качестве подвоя. На ней найдено всего 5 видов, что, возможно, связано с малым числом встреченных экземпляров. Другую группу образуют характерные для Северо-Запада России культурные деревья и кустарники: яблоня садовая (35 видов лишайников), слива (22), вишня (19), груша (18), арония, смородина черная и красная (по 11 видов), крыжовник (14), ирга колосистая (7) и овальная (9), облепиха (8). Третью группу составляют менее традиционные культуры, на которых лишайников немного: актинидия аргута (1 вид), актинидия коломикта (2), барбарис амурский (5), барбарис обыкновенный (2) и барбарис Тунберга (1), тернслива (5), вишенка войлочная (3), церападус (3), жимолость съедобная (2). Возможно, это отчасти связано с малым числом выявленных экземпляров форофитов.

Почти все выявленные виды лишайников обнаружены в старых садах (возраст насаждений 40—50 лет), особенно на заброшенных участках. Отсутствие ухода (побелки, обрезки, механического соскабливания) способствует их развитию. Засыхающие и ослабленные деревья интенсивнее заселяются лишайниками, что согласуется с данными В. В. Голубкова (2000) о лишайниках фруктовых садов Белоруссии.

Менее всего лишайников (10 видов) найдено на плодовых деревьях и кустарниках, используемых для озеленения улиц в городах и поселках. Это — *Hypogymnia physodes*, *Lecanora hagenii*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia dubia*, *P. stellaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Tuckermannopsis chlorophylla*, *Vulpicida pinastri*, *Xanthoria polycarpa*. В основном это широко распространенные нитрофильные виды.

В хорошо ухоженных садах лишайников мало. Об этом свидетельствует небольшое число выявленных видов. Например, лишайники на культурных деревьях и кустарниках (20 видов) в Новгородской обл. составляют лишь 13 % от известного числа (153 вида) эпифитов и примерно 8 % от общего числа лишайников области (Катаева, 2002). Проективное покрытие даже наиболее часто встречающегося на стволах яблони листоватого лишайника *Hypogymnia physodes* на изученных участках обычно не превышает 20 % (использовалась сеточка 20 × 20 см). Выявить лишайники не составляло большого труда, поскольку многие виды представлены накипными формами или плохо развитыми листоватыми и кустистыми. Сравнительно небольшое число (313 экземпляров) заселенных лишайниками деревьев и кустарников (примерно 5 % от общего числа просмотренных деревьев и менее 1 % от кустарников) также свидетельствует, что правильная агротехника препятствует развитию лишайников. Таким образом, о «вреде» приносимом лишайниками в плодовых садах в условиях Северо-Запада России, говорить не приходится. Ущерб, который приносят сильные морозы и оттепели, по-видимому, гораздо существеннее.

В результате проведенных исследований было выяснено, что видовой состав лишайников, обитающих на плодовых деревьях и кустарниках, достаточно богат и разнообразен и насчитывает в общей сложности 60 видов 27 родов.

Благодарности

Выражаю глубокую признательность Г. Ю. Конечной и Н. Н. Цвелёву за помощь в определении и уточнении названий некоторых видов цветковых культурных растений.

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» (договор № Э 0404).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бязров Л. Г. Беспозвоночные животные в эпифитных лишайниках разных жизненных форм в лесах Подмосковья // Биология почв Северной Европы. М., 1988. С. 149—154.

Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.

Голубков В. В. Лишайники фруктовых садов Беларуси и биоэкологическая оценка их «вредоносности» / Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 24—28 апреля 2000 г.). СПб., 2000. С. 316—318.

Катаева О. А. Флора лишайников Новгородской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2002. 24 с.

Малышева Н. В. Лишайники арборетумов Санкт-Петербурга и его окрестностей // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 54—64.

Малышева Н. В. Лишайники садовых и дачных участков Санкт-Петербурга и его окрестностей // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 2. С. 41—50.

Новрузов В. С. Предварительные данные о мерах борьбы против эпифитных лишайников, распространенных на плодовых деревьях Куба-Кусарского района // ДАН Азербайджанской ССР. 1969. Т. 25. № 6. С. 68—71.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Запада России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Santesson R. Lichens and lichencolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

SUMMARY

Lichens on fruit trees and shrubs were studied in the Leningrad, Novgorod, Pskov and Vologda Regions. 60 lichen species have been found. Their damage for the fruit trees is discussed.

УДК 581. 526.54 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 11

© **С. С. Иконников**

ОСОБЕННОСТИ ПРИСНЕЖНОЙ [1] РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПАМИРА (ЦИРК ЗОР-ЧЕЧЕКТЫ)

S. S. IKONNIKOV. THE PECULIARITIES OF PLANT COMMUNITIES OF SNOW-LINE OF PAMIR (CIRCUS OF ZOR-CHECHEKTY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 18.04.2003

Приведена характеристика приснежной (или верхней альпийской) растительности в высокогорьях Памира в цирке Зор-Чечекты на высоте 4700—5000 м над ур. м. на верхнем пределе обитания сосудистых растений. Указаны высоты обитания растительных сообществ, их доминанты, степень покрытия, участия и видовой состав на основе 50 геоботанических описаний.

Ключевые слова: Памир, высокогорные типы растительных сообществ.

Цирк Зор-Чечекты располагается в истоках р. Чечекты, в нижнем течении которой находится Памирская биологическая станция АН Таджикистана. На склоне этого карового цирка на северной стороне есть висячий ледник, язык которого спускается до абсолютной высоты 4800 м над ур. м. В нижней части этот участок увлажняется талыми ледниковыми водами летом, а зимой покрывается мощным снеговым покровом. В средней части цирка выражена вечная мерзлота. Интересно отметить в этих условиях отсутствие безморозного периода (Кишковский, 1950). Кроме того, здесь, на днище цирка, есть значительный моренный холм с относительно богатой и разнообразной растительностью.

Эта территория была экспериментальным участком по изучению жизни высших растений на верхнем пределе их существования сотрудниками биостанции. Первые описания растительности этого пояса (под названием нивального) можно обнаружить в книге К. В. Станюковича (1949). В то же время сотрудник Памирской биостанции Т. Н. Кишковский (1920—1952), трагически погибший молодым, основывает в цирке стационар с миниатюрным домиком на высоте 4760 м над ур. м. и ведет комплексные наблюдения за ростом и развитием растений при учете микроклиматических особенностей. В частности, было выяснено, что за год здесь выпадает 450—500 мм осадков, главным образом в виде снега. На основе этих наблюдений Кишковским была опубликована серия статей (1950а, б), часть из которых совместно (Кишковский, Артюшенко, 1951; Кишковский, Станюкевич, 1952). Его наблюдения были впоследствии продолжены морфологом Памирской биостанции А. П. Стешенко (1962, 1967, 1972, 1973, 1974). Параллельно велись исследования над физиологическими особенностями отдельных растений на предельных высотах (Попова, 1958; Глаголева, 1962; Измайлова, 1963а, б, 1967) и их продуктивностью (Литвинова, Измайлова, 1970).

---

[1] Термин «приснежная растительность и флора» уже был использован нами ранее (Иконников, 1963).

В 1962 г. сотрудникам Памирской биостанции Г. М. Ладыгиной, Н. П. Литвиновой и С. С. Иконникову было предложено составить карту растительности долины р. Чечекты в масштабе 1 : 25 000 для заповедования этой территории. За полевой сезон этого года бассейн р. Чечекты со всеми притоками был тщательно обследован и сделано более 500 геоботанических описаний, в том числе, по цирку Зор-Чечекты более 50. Это позволило увидеть и оценить ряд особенностей Памирской приснежной флоры, которым и посвящается статья, поскольку четких описаний приснежной растительности Памира пока нет.

Приснежная растительность занимает незначительные площади, в растительном покрове представлены лишь фрагменты сообществ, принадлежащие нескольким типам растительности: растительности осыпей, подушечникам, лугам, степям и родиольникам. Последний тип является оригинальным образованием в условиях высокогорий, аналогом других типов суккулентных сообществ, что мы уже отмечали при анализе растительности р. Билянд-Киик на Памире (Станюкевич, Иконников, 1957).

1. Растительность осыпей

Растительность осыпей занимает наибольшие площади в цирке, но представлена преимущественно группировками растений с незначительным покрытием (1—5 %). Ниже приводим сводную таблицу описаний растительности осыпей (табл. 1).

Сообщества эти бедны: всего от 2 до 14 видов.

Сообщества Saussurea glacialis + Oxytropis platonychia встречаются на склонах северо-восточной экспозиции и характеризуются довольно большим проективным покрытием и относительно богатым видовым составом — 14 видов. На более увлажняемых участках осыпных склонов той же экспозиции отмечены сообщества Waldheimia glabra.

Наиболее бедны по составу (5—6 видов) и сильно разрежены фрагменты сообщества Nepeta longibracteata.

2. Подушечники

Это специфический высокогорный тип растительности, образованный главным образом растениями-подушками. Он хорошо представлен в цирке Зор-Чечекты. Отличается, по сравнению с осыпной растительностью, высоким проективным покрытием — от 20 до 70 % и богатым видовым составом. В цирке представлены сообщества 4 ассоциаций (табл. 2).

Богатый видовой состав (около 30 видов) характерен для асс. Sibbaldia tetrandra, где основу растительных сообществ составляют подушковидные растения: *Sibbaldia tetrandra*, *Potentilla pamirica*, *P. borissii*, *Oxytropis incanescens*, *Pyrethrum pyrethroides*, *Draba korshinskyi*, *D. altaica*, *Smelowskia pectinata*. Значительно участие злаков: *Paracolpodium leucolepis*, *Festuca coelestis*, *Poa ovczinnikovii*, *Puccinellia humilis*, *Calamagrostis anthoxanthoides*. Эти сообщества подушечников располагаются на склонах северной экспозиции.

Сообщества асс. Oxytropis incanescens представляют собой обедненный вариант предыдущих, что, по-видимому, связано с их приуроченностью к более сухим склонам южных экспозиций. Еще более обедненный состав подушечников в сообществах Potentilla pamirica (табл. 2).

Сообщества Crianthemum tibeticum иногда относились к альпийским пустыням (Станюкович, 1949), однако по форме роста и составу они ближе к подушечникам.

3. Луга

Луговая растительность в приснежной зоне представлена большим спектром различных сообществ с травянистыми доминантами. Среди лугов наибольшим покрытием обладают осочники — 40—80 %. Разнотравные луга более разрежены — покрытие 5—25 % (табл. 3).

Осочники с господством *Carex melanantha* образуют наиболее богатые по видовому составу и величине проективного покрытия сообщества в составе приснежной луговой растительности. Красочные приснежные лужайки с малым проективным покрытием (5—25 %) образуют сообщества нивальных примул. На склонах западной и юго-западной экспозиции встречаются сообщества с доминированием *Primula macrophylla*, на склонах северной экспозиции — *P. turkestanica.*

В составе приснежных лугов есть сообщества с доминированием злаков, характерных для высокогорий Памира: *Calamagrostis anthoxanthoides* и *Paracolpodium leucolepis*. Эти сообщества бедного видового состава (около 10 видов) с проективным покрытием 15—25 %.

Сообщества Chorispora macropoda, приуроченные к мелкоземистым участкам ледниковой морены, отличаются переходным характером: в их составе участвуют как луговые растения, так подушковидные, степные и растения осыпей.

4. Родиольники

Родиольники — специфический высокогорный тип растительности, образованный доминантами из суккулентного рода семейства толстянковых — *Rhodiola.* Еще в 1957 г. совместно с К. В. Станюковичем было предложено выделять этот тип суккулентной растительности в крайних условиях существования (Станюкович и Иконников, 1957).

Родиольники в цирке Зор-Чечекты представлены сообществами с доминированием 3 видов: *Rhodiola recticaulis*, *R. gelida* и *R. pamiroalaica.* Они встречаются преимущественно на каменистых склонах северной экспозиции (табл. 4).

Наиболее оригинально сообщество *Rhodiola pamiroalaica* с участием кустарничка *Dasiphora dryadanthoides.* Это разреженное (3—5 %) сообщество зафиксировано на выходах скал на верхнем пределе существования растительности (4900 м).

5. Степи

Степные сообщества слабо представлены в составе приснежной растительности и в цирке Зор-Чечекты в том числе. Однако фрагменты 3 типов этих сообществ с доминированием *Poa ovczinnikovii*, *Puccinellia humilis* и *Festuca coelestis* нам удалось здесь зарегистрировать (табл. 5). Степные сообщества цирка Зор-Чечекты характеризуются довольно разреженным покровом — 20—30 %. Их видовой состав беден и однороден, хотя степи встречены на склонах различных экспозиций.

Подведем некоторые итоги изучения приснежной растительности цирка Зор-Чечекты.

ТАБЛИ

Сводная таблица геоботанических

Сообщества	Oxytropis platonychia		Oxytropis platonychia + Saussurea glacialis	
Высота над уровнем моря, м	4800	4800—4900	4800—4850	4750—4800
Высота растений, см	1—2	1—2	1—1.5	2—3
Проективное покрытие, %	5	1—3		5
Экспозиция склона	Ю-З	Ю	В	Ю
Дата описания	09.08.1962	05.08.1962	08.08.1962	08.08.1962
Номер описания	206	8	27	500
Oxytropis platonychia	sp	sp	sp	cop
Saussurea glacialis	sol	sol	sol	sp
Waldheimia glabra	—	sol-gr	—	un
Nepeta longibracteata	sol	—	—	—
Calamagrostis anthoxanthoides	—	—	—	—
Leiospora eriocalyx	—	—	—	—
Androsace pavlovskyi	un	sol-gr	—	—
Astragalus beketowii	—	—	—	—
Braya pamirica	—	—	—	—
Chorispora macropoda	—	—	—	—
Crianthemum tibeticum	—	—	—	—
Cysticorydalis fedtschenkoana	—	—	—	—
Desideria mirabilis	—	—	—	—
Draba korshinskyi	un	—	—	—
D. pamirica	—	—	—	—
Erigeron heterochaeta	—	—	—	sol-gr
Fedtschenkiella straminea	—	sol	—	—
Festuca coelestis	—	sol-gr	—	sol-gr
Gastrolychnis apetala	—	—	—	—
Hymenolaena nana	—	un	—	—
Mesostemma schugnanica	—	—	—	—
Oreoblastus linearis	—	—	—	sol
Oxytropis incanescens	—	—	—	sol
Paracolpodium leucolepis	—	—	—	—
Potentilla borissii	—	—	—	—
P. pamirica	—	—	—	—
Puccinellia humilis	—	—	—	—
Rhodiola gelida	—	—	—	—
R. recticaulis	—	—	—	—
Saussurea gnaphalodes	—	—	—	—
Sibbaldia tetrandra	—	—	—	—
Smelowskia pectinata	—	—	—	—

ЦА 1

описаний растительности осыпей

Saussurea glacialis + Oxytropis platonychia	Nepeta longibracteata	Nepeta longibracteata + Oxytropis platonychia	Waldheimia glabra	Waldheimia glabra + Calamagrostis anthoxanthoides	Calamagrostis anthoxanthoides	Leiospora eriocalyx
4750—4800	4700	4800—4850	4950—5000	4700	4850—4900	4850
3	2—3	3	2—3	3—8	1—2	2
10—12	1—2	5	1	40	12—15	5
С-В	С-З	С-В	С-В	С-В	С-В	С
08.08.1962	16.08.1962	08.08.1962	08.08.1962	09.08.1962	08.08.1962	05.08.1962
32	116	28	30	38	29	207
sp	—	sp-sol	—	—	—	sol
cop	—	sol	sol	—	—	sol
sol	sol	sol	sp	cop	sp	—
—	sp	sp	—	—	—	—
sol	—	—	sol	sp-cop	—	—
—	—	—	—	—	—	cop
—	—	sol-gr	—	un	sol	sol
—	—	—	—	—	—	sol
—	—	—	—	—	—	sp
—	—	—	sol	sol	—	—
—	—	—	—	sol	—	sol
—	—	—	un	—	—	—
—	—	—	sol	—	—	—
sol	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	un	—
sol	—	sol-gr	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
sol	—	—	—	sol	sol	—
—	sol	—	sol	—	sol	—
sol	—	—	sol	sol	—	sol
—	sol-gr	—	—	—	—	—
sol	—	—	—	—	sol	—
sol	—	—	—	—	—	—
sol	—	—	—	—	sol-gr	—
sol	—	—	—	—	sol	—
un	—	—	—	—	—	sol
—	—	—	—	sp	—	—
—	un	—	—	—	—	—
un	—	—	sol	—	sol	—
—	—	—	—	—	—	sol-gr
—	—	—	—	—	sp	—
—	—	—	—	sol-gr	—	—

ТАБЛИ

Сводная таблица геоботанических

Сообщества	Sibbaldia tetrandra		Sibbaldia tetrandra + Paracolpodium leucolepis		
Высота над уровнем моря, м	4750	4650	4800	4720	4750
Высота растений, см	2—7	3	2—5	2—10	2—10
Проективное покрытие, %	35—40	15—20	20	15	80
Экспозиция склона	С	С	З	В	С
Дата описания	05.08.1962	16.08.1962	08.08.1962	05.08.1962	09.08.1962
Номер описания	10	110	507	11	37
Sibbaldia tetrandra	cop	cop	cop	cop	cop
Oxytropis incanescens	sol	—	—	sol	sol
Potentilla pamirica	—	—	—	sol	—
Crianthemum tibeticum	—	—	—	—	—
Androsace pavlovskyi	—	sol	sol	—	—
Calamagrostis anthoxanthoides	—	—	—	—	sp
Carex pseudofoetida	—	—	—	—	—
Chorispora macropoda	—	—	sol-gr	—	—
Draba altaica	—	—	—	—	sol
D. korshinskyi	sol	—	—	—	sol
Elymus pamiricus	—	—	—	—	—
Erigeron heterochaeta	sol-gr	sol-gr	—	—	sol
Fedtschenkiella straminea	—	—	—	—	—
Festuca coelestis	—	sp	—	—	sp
Gastrolychnis apetala	—	sol	sol	—	—
Hymenolaena nana	—	—	—	—	—
Leiospora eriocalyx	—	—	—	—	—
Leontopodium ochroleucum	—	—	—	—	—
Lloydia serotina	sp	sp	sol	—	sp
Oreoblastus linearis	—	—	sol	sol	—
Oxytropis platonychia	—	—	—	—	—
Paracolpodium leucolepis	sp-cop	sp-gr	sp	sp	cop
Poa glauciculmis	—	—	—	—	—
P. ovczinnikovii	—	sol	—	—	—
Potentilla borissii	sol	—	sol	sp-sol	—
Primula macrophylla	—	—	sol-gr	sol-gr	—
Puccinellia humilis	—	—	—	sol-gr	—
Pyrethrum pyrethroides	—	un	—	—	—
Ranunculus rubrocalyx	—	—	—	—	—
Rhodiola gelida	—	sol	sp	—	—
R. recticaulis	—	—	—	—	sol
Saussurea glacialis	—	sol	—	sp	—
Saxifraga stenophylla	—	—	—	sol	—
Schistophillidium moorcroftianum	—	—	—	—	—
Smelowskia pectinata	—	—	—	—	sol
Stellaria soongorica	—	sol-gr	—	—	—
Taraxacum pamiricum	—	—	—	—	—
Waldheimia glabra	—	—	sol	—	sol

ЦА 2

описаний подушечников

Sibbaldia tetrandra + Lloydia serotina	Oxytropis incanescens	Oxytropis incanescens + Paracolpodium leucolepis	Oxytropis incanescens + Erigeron heterochaeta	Potentilla pamirica + Oxytropis incanescens		Crianthemum tibeticum + Potentilla pamirica
4750	4775	4800	4750	4750	4750	4750
5	2—5	3	2—5	2—3	4—5	2—3
45	20—25	65—70	40	40	50—60	10
С	Ю	Ю-З	Ю-В	Ю-В	Ю-В	Ю
08.08.1962	05.08.1962	05.08.1962	08.08.1962	05.08.1962	05.08.1962	09.08.1962
31	7	9	504	14	5	210
cop	—	—	—	—	—	—
sol	cop	cop	cop	cop	cop	sol
sol	sp	sol-gr	sol	cop	cop	sp
—	—	—	—	sol	—	cop
—	sp	—	sol	—	sol	—
—	—	—	sol	—	sp	—
—	—	—	—	—	sol	—
sol	—	—	—	—	sol	—
un	sol	sol	—	—	—	—
sol	—	sp	—	—	—	—
—	sol	—	—	—	—	sol
sol	—	sol	sp	—	—	—
—	un	—	—	—	—	—
sp	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
sol-gr	sol-gr	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	sol
sol-gr	—	sol-gr	sol	—	—	—
cop	—	sp-gr	sol	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	sp	sol	sp	—	—	—
sol-gr	—	cop	sol	sp	—	—
—	sol	—	—	sp-sol	sp	—
sp	—	—	—	—	—	—
sol	—	—	—	—	—	sp-sol
sol	—	sol	sol	—	—	—
—	—	—	—	—	—	sol
—	—	—	—	—	—	—
sol	—	sol-gr	—	—	—	—
—	—	sol	sol	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
sol	sol	sol	sp	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	sol-gr	—	—
—	—	—	—	—	sol	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	sol	—	un	—	—
sol	—	sol	sol	—	—	—

ТАБЛИ

Сводная таблица геоботанических

Сообщества	Carex melanantha	Carex melanantha + Carex pseudofoetida			Carex melanantha + Paracolpodium leucolepis	Carex melanantha + Oxytropis incanescens
Высота над уровнем моря, м	4750	4775	4700	4700	4750	4700
Высота растений, см	8—10	4—5	4—5	6	7—10	4—10
Проективное покрытие, %	70	80	65	75	40—50	70
Экспозиция склона	—	Ю	В	Ю	Ю	Ю-В
Дата описания	08.08.1962	05.08.1962	08.08.1962	08.08.1962	08.08.1962	08.08.1962
Номер описания	502	6	102	101	36	103
Carex melanantha	cop	cop	cop	cop	cop	cop
C. pseudofoetida	—	cop	cop	sp-cop	—	sp
C. stenocarpa	—	—	—	—	—	—
Calamagrostis anthoxanthoides	—	—	sol-gr	sol	sol-gr	—
Paracolpodium leucolepis	sp-cop	sp	sol	sol	cop	sp
Primula macrophylla	sol	sol	sol-gr	—	sol	sol
P. turkestanica	—	—	—	—	—	—
Leontopodium ochroleucum	sol	sol	sol	sp	sol	sol-gr
Lloydia serotina	sp	sp	sol	sol	sol	sp
Erigeron heterochaeta	sol	sol	sol	sol	sol	sol-gr
Saxifraga hirculus	sp	sp	sp	sol	sol	sol
Sibbaldia tetrandra	sol	—	sol-gr	—	sol	sol-gr
Oxytropis incanescens	sol	—	sol-gr	—	sol	sol
Chorispora macropoda	—	—	—	—	—	—
Androsace pavlovskyi	—	—	—	—	—	—
Braya rosea	—	sol	—	—	—	—
Dasiphora dryadanthoides	—	—	—	—	—	—
Dichodon cerastoides	—	sol	—	—	—	—
Didymophysa fedtschenkoana	—	—	—	—	—	—
Draba altaica	—	sol	—	sol	—	—
D. korshinskyi	—	—	—	un	sol	un
D. pamirica	—	—	—	—	—	—
Elymus pamiricus	—	—	—	—	—	—
Festuca coelestis	sp	—	—	—	sol	—
Gastrolychnis apetala	—	—	—	—	—	—
Hymenolaena nana	—	—	—	—	sol	—
Kobresia stenocarpa	—	—	—	—	—	—
Lagotis decumbens	—	—	—	—	—	—
Oreoblastus linearis	—	—	—	—	—	—
Primula algida	—	sol	—	—	—	sol
Pedicularis oederi	—	—	—	—	—	un
Poa ovczinnikovii	—	—	—	—	—	—
Potentilla borissii	sol	—	—	un	sol	sol
P. pamirica	sol	sol	—	un	—	—
Puccinellia humilis	—	—	sol-gr	sol-gr	—	—
Ranunculus rubrocalyx	—	sol	—	un	un	—
Rhodiola gelida	—	—	—	sol-gr	—	sol
R. recticaulis	—	—	—	—	—	—
Saussurea glacialis	—	—	—	—	sol	—
Swertia marginata	—	sp	—	un	sol-gr	—
Taraxacum pamiricum	—	—	—	sol	—	—
Waldheimia glabra	—	—	—	—	—	—

ЦА 3

описаний луговой растительности

Primula macrophylla + Paracolpodium leucolepis	Primula macrophylla + Poa ovczinnikovii	Primula turkestanica + Rhodiola recticaulis	Carex stenocarpa + Sibbaldia tetrandra	Calamagrostis anthoxanthoides		Calamagrostis anthoxanthoides + Lloydia serotina	Paracolpodium leucolepis + Saxifraga hirculus	Chorispora macropoda	Chorispora macropoda + Waldheimia glabra
4800	4800	4800	4700	4700	4800	4760	4800	4800	4760
5—7	2—10	8—15	8—15	15	8	5—10	8—10	2—3	1--2
15	25—30	5	45—50	15—20	25	10—15	20	9—11	30
З	Ю-З	С	С	С	В	Ю	С	С	С-В
08.08.1962	09.08.1962	09.08.1962	09.08.1962	09.08.1962	08.08.1962	08.08.1962	08.08.1962	08.08.1962	05.08.1962
506	208	41	115	44	35	501	505	34	15
—	—	—	sp	sol-gr	—	—	—	—	—
—	—	—	sp	—	—	—	—	—	—
—	—	—	cop	—	—	—	—	—	—
—	sol-sp	—	sp	cop	cop	cop	—	sol-gr	sol-gr
cop	sp-cop	—	—	—	—	sp	cop	—	—
cop	cop	—	—	—	—	sol	sp	—	—
—	—	cop	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—
—	—	—	—	—	—	cop	—	sol	—
—	—	—	sol	—	—	sol	—	—	—
—	sol	—	—	—	—	—	sp-cop	—	—
—	—	sol-gr	cop	—	—	—	sp	—	—
—	—	—	—	—	sol	sol	—	—	sp-sol
sol	sol	—	—	—	—	sol	sol	cop	cop
—	sol	sol	—	—	sol	—	—	sol	sol
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	sol-gr	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—
—	sol	—	—	—	—	—	sol	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	sol	—
—	—	sol-gr	—	—	—	sol	—	—	—
—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	sol	—	sp	—
—	—	—	—	—	—	—	—	sol	—
—	sol	—	sol	sp	sol	—	—	—	—
—	—	—	sp	—	—	—	—	—	—
—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	sol	—	—	sol	sol-gr	—
—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	cop	sol	—	—	—	—	—	—	—
sp	sol	—	—	—	—	—	sol	—	—
—	—	—	sol	—	sp	—	—	—	sol
—	—	—	—	—	—	sp	—	—	sol
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
sol	sp	sp-cop	—	sol	un	—	sol	—	—
—	—	sol	—	sol	sol	—	—	sol	sol
—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	sol	—	—	—	sp	sp

ТАБЛИЦА 4

Сводная таблица описаний родиольников

Сообщества	Rhodiola recticaulis		Rhodiola recticaulis + Hymenolaena nana	Rhodiola gelida	Rhodiola gelida + Saussurea glacialis	Rhodiola pamiroalaica + Dasiphora dryadanthoides
Высота над уровнем моря, м	4800	4750	4750	4700	4700	4800—4900
Высота растений, см	15	15	4—10	1—3	2—3	3—15
Проективное покрытие, %	3—4	15	5—7	5—7	1—2	3—5
Экспозиция склона	С	С	С-В	С-З	З	В
Дата описания	09.08.1962	09.08.1962	09.08.1962	16.08.1962	16.08.1962	09.08.1962
Номер описания	42	43	39	111	113	40
Rhodiola recticaulis	cop	cop	cop	—	—	—
R. gelida	—	—	—	cop	cop-sp	—
R. pamiroalaica	—	—	—	—	—	cop
R. heterodontha	—	—	—	—	—	sol-gr
Hymenolaena nana	sol	sol	sp-sol	sol	sol	sp
Saussurea glacialis	—	sp	sol	sol	cop-sp	—
Dasiphora dryadanthoides	sol-gr	—	—	—	—	sp
Androsace akbaitalensis	sp	—	—	—	—	sol
A. pavlovskyi	—	—	sol-gr	—	—	—
Calamagrostis anthoxanthoides	sol-gr	—	—	—	—	—
Carex melanantha	—	sol-gr	—	—	—	—
Crianthemum tibeticum	—	—	—	—	—	sol
Cysticorydalis fedtschenkoana	—	—	—	—	—	sol
Elymus pamiricus	—	un	—	—	—	—
Erigeron heterochaeta	—	sol	sol	—	—	—
Festuca coelestis	—	—	sol-gr	—	—	—
Gastrolychnis apetala	—	—	un	sp	sol	sol
Lloydia serotina	—	sp	—	—	—	—
Mesostemma schugnanica	—	—	—	—	sol-gr	—
Oreoblastus linearis	—	—	sol	—	—	—
Oxyria digyna	—	—	—	—	sol-gr	—
Paracolpodium leucolepis	—	—	sol-gr	—	—	—
Poa ovczinnikovii	—	sol	—	—	—	—
Potentilla borissii	—	sol-gr	—	—	—	—
P. pamirica	—	—	—	—	—	un
Primula turkestanica	—	—	—	—	sol-gr	—
Pyrethrum pyrethroides	sol-gr	—	—	—	sol	sol
Saussurea gnaphalodes	sol	—	—	—	—	sp
Sibbaldia tetrandra	sol-gr	—	sol	sol	—	—
Viola tianschanica	—	—	—	—	—	sol-gr
Waldheimia glabra	sol-gr	sol	sol	sol	sol	sol

1. В составе этой растительности представлены виды 18 семейств. Особенно богаты видами *Poaceae*, *Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Crassulaceae*, *Primulaceae*, *Brassicaceae* и *Rosaceae*.

2. Наиболее характерны представители родов *Oxytropis*, *Saussurea*, *Waldheimia*, *Primula*, *Nepeta*, *Sibbaldia* и др. — всего 49 родов.

3. Типичны для приснежной растительности виды осыпей (*Oxytropis platonychia*, *Saussurea glacialis*, *Nepeta longibracteata*, *Saxifraga stenophylla*, *Oreoblastus linearis*,

ТАБЛИЦА 5

Сводная таблица описаний степной растительности

Сообщества	Poa ovczinnikovii + Saussurea glacialis	Puccinellia humilis + Waldheimia glabra	Festuca coelestis + Chorispora macropoda
Высота над уровнем моря, м	4750	4750	4750
Высота растений, см	2—5	2	3—15
Проективное покрытие, %	25	25—30	20
Экспозиция склона	С-З	С-В	С
Дата описания	08.08.1962	08.08.1962	08.08.1962
Номер описания	93	26	24
Poa ovczinnikovii	cop	—	—
P. glauciculmis	—	—	sol
Saussurea glacialis	sp-cop	sol-gr	sp
Chorispora macropoda	sp	sp	sp-cop
Saxifraga stenophylla	sol	—	—
Oreoblastus linearis	sol	—	—
Waldheimia glabra	un	cop	sp
Androsace pavlovskyi	sol	sol	sol-gr
Gastrolychnis apetala	sol	sol	—
Festuca coelestis	sol	sp	cop
Primula macrophylla	un	—	—
Puccinellia humilis	—	cop	sp
Potentilla borissii	—	sol-gr	un
P. pamirica	—	—	sol
Oxytropis incanescens	—	un	sol
Lloydia serotina	—	—	sol-gr
Paracolpodium leucolepis	—	—	sol
Erigeron heterochaeta	—	—	un

Didymophysa fedtschenkoana, *Desideria pamirica*, *Waldheimia glabra* и др.), лужаек (*Primula macrophylla*, *P. turkestanica*, *Gastrolychnis apetala*, *Ranunculus rubrocalyx*, *Lloydia serotina*, *Calamagrostis anthoxanthoides*, *Paracolpodium leucolepis*, *Carex melanantha* и др.), подушечников (*Sibbaldia tetrandra*, *Oxytropis incanescens*, *Potentilla pamirica* и др., степей (*Puccinellia humilis*, *Poa ovczinnikovii*, *Festuca coelestis*) — всего 66 видов.

4. Следует отметить наличие родиольников — высокогорного суккулентного типа растительности, представленного сообществами: Rhodiola gelida, R. recticaulis и R. pamiroalaica.

5. В цирке Зор-Чечекты зафиксированы верхние пределы существования многих видов на высотах 4800—5000 м над ур. м. Еще Станюкович (1949) указывал здесь на высоте 5030 м над ур. м. 2 вида растений: *Primula nivalis* (=*P. macrophylla*) и *Waldheimia tridactylites* (=*W. glabra*).

6. Следует отметить находку стелющегося кустарничка *Dasiphora dryadanthoides* среди скал на высоте 4800—4900 м над ур. м. Эта высшая точка произрастания данного вида.

7. Характерно малое число доминантов приснежной растительности. На осыпях к ним относятся *Oxytropis platonychia*, *Nepeta longibracteata*, *Saussurea glacialis*, *Waldheimia glabra*, *Leiospora eriocalyx*. Среди подушечников доминируют *Sibbaldia tetrandra*, *Oxytropis incanescens*, *Potentilla pamirica*, *Crianthemum tibeticum*. Своеобразны и луговые сообщества с доминированием *Carex melanantha*, *C. stenocarpa*, *Primula mac-*

rophylla, *P. turkestanica*, *Calamagrostis anthoxanthoides*, *Paracolpodium leucolepis* и *Chorispora macropoda*. Несмотря на малые площади, здесь представлены и степи с доминантами: *Puccinellia humilis*, *Poa ovczinnikovii*, *Festuca coelestis*.

Благодарности

Выражаю признательность Е. А. Волковой за ценные замечания и А. М. Иконникову за помощь в техническом оформлении рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глаголева Т. А. О фотосинтезе растений верхней части альпийского пояса Восточного Памира // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 11. С. 1567—1581.

Измайлова Н. Н. Водно-температурный режим почв и транспирация растений альпийского пояса Памира // Тр. Памирской биол. станции. 1963а. Т. 1. С. 172—180.

Измайлова Н. Н. Транспирация растений верхней части альпийского пояса Восточного Памира // Бот. журн. 1963б. Т. 48. № 2. С. 250—255.

Измайлова Н. Н. О содержании воды и ее разделении на свободную и связанную в листьях альпийских растений Памира // Растительность и растениеводческое освоение Памира. Душанбе, 1967. Т. 1. С. 204—213.

Иконников С. С. Об одном «приснежном» роде флоры высокогорий // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 1. С. 85—87.

Иконников С. С. Определитель растений Памира. Душанбе, 1963. 282 с.

Кишковский Т. Н. Предварительные итоги изучения растительности на больших высотах Восточного Памира // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР. 1950а. Вып. 29. С. 17—20.

Кишковский Т. Н. Условия обитания растений у верхнего предела их распространения на Восточном Памире // Бот. журн. 1950б. Т. 35. № 6. С. 657—664.

Кишковский Т. Н., Артюшенко З. Т. К биологии высокогорных растений Памира // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 5. С. 523—527.

Кишковский Т. Н., Станюкович К. В. Зависимость растительности от выпадающих осадков в альпийском поясе Памира // Докл. АН Тадж. ССР. 1952. Вып. 2. С. 9—10.

Литвинова Н. П., Измайлова Н. Н. Биологическая продуктивность и расход воды на испарение некоторыми подушковидными сообществами альпийского пояса Памира // Природные условия и реконструкция растительности Памира. Душанбе, 1970. С. 75—88.

Попова И. А. О пигментах листьев памирских растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 11. С. 1550—1561.

Станюкович К. В. Растительный покров Восточного Памира // Зап. Всесоюзн. геогр. общ-ва. Нов. серия. 1949. Т. 10. 154 с.

Станюкович К. В., Иконников С. С. Растительный покров Билянд-Киика // Изв. Отд. естеств. наук АН Тадж. ССР. 1957. № 25. С. 57—72.

Стешенко А. П. О биологии и жизненном цикле первоцветов *Primula* L. Памира в связи с их возрастом // Тр. Бот. ин-та Тадж. ССР. 1962. Т. 18. С. 172—201.

Стешенко А. П. Особенности сезонного ритма роста и развития растений предельных высот на Памире // Растительность и растениеводческое освоение Памира. Душанбе, 1967. Т. 1. С. 170—203.

Стешенко А. П. К биологии *Sibbaldia tetrandra* Bge. в условиях высокогорий Памира // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1972. Вып. 1. № 46. С. 15—20.

Стешенко А. П. Определение возраста растений-подушек (*Sibbaldia tetrandra* Bge.) в условиях высокогорий Памира // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 1004—1011.

Стешенко А. П. О сезонном ритме развития и морфологии растений каменистых осыпей на Памире // Проблемы ботаники. Л., 1974. Т. 12. С. 123—219.

SUMMARY

The peculiarities of the vegetation of snow-line (subnival) in the high altitudes of Pamir are presented. The characteristics of such high-mountain types as cushions, meadows, steppes, communities of *Rhodiola* in Zor-Chechekry circus at 4700—5000 m a. s. l. are given on the base of 50 geobotanical descriptions. Small coverage and poor floristic composition of plant communities are marked.

УДК 581.9

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 11

© И. Г. Соколова

ДЕРЕВЬЯ И КУСТАРНИКИ ГОРОДА ПСКОВА

I. G. SOKOLOVA. TREES AND SHRUBS OF PSKOV TOWN

Псковский педагогический институт
180000 Псков, ул. Советская, 21, каф. ботаники
E-mail: info@pgpi.pscovedu.ru
Поступила 22.04.2003

Синантропная флора г. Пскова включает в себя 219 видов древесных растений из 88 родов и 35 семейств. В отдел *Pinophyta* (класс *Pinopsida*) входит 22 вида, в отдел *Magnoliophyta* — 199 видов из 79 родов и 33 семейств. Аборигенных видов 60, а остальные — интродуценты. Дичает 30 видов. Интродукция растений — один из факторов антропогенной трансформации флоры города. Впервые для г. Пскова и Псковской обл. указывается 24 вида. Наиболее богаты видами семейства *Rosaceae* (60 видов и 5 гибридов), *Salicaceae* (30 видов и 4 гибрида) и *Oleaceae* (10 видов).

Ключевые слова: синантропная флора, древесные растения, г. Псков.

В последние годы возрос интерес к синантропным флорам городов, которым посвящены работы многих авторов (Ćwikliński, 1970; Чичев, 1981; Ильминских, 1982; Игнатьева, 1990; Ильминских и др., 1998; Кремер, 1998; Григорьевская, 2000). Данные, приведенные в них, свидетельствуют об оригинальности и богатстве городских флор, обусловленных деятельностью человека и отражающих, в известной мере, степень их антропогенной трансформации.

Синантропная флора города — сложная динамическая полуестественная система, которая непрерывно меняется качественно и количественно. Важнейшим и наиболее стабильным ее компонентом являются древесные растения. Их изучение имеет значение для понимания общих закономерностей флорогенеза, вызванного деятельностью человека, а также для решения ряда практических задач: мониторинг, сохранение видового разнообразия и т. п. Решение задач практического и теоретического характера делают актуальным исследование флоры г. Пскова.

Цель настоящей работы — изучение видового разнообразия древесных растений г. Пскова — синантропного компонента флоры.

Древесные растения Пскова были объектом специального изучения Н. Е. Булыгина и Г. А. Фирсова (Bulygin, Firsov, 1994), при этом для этой территории отмечено 70 видов деревьев и кустарников из 25 семейств, без учета голосеменных. Виды древесных растений приводятся в «Конспекте флоры Псковской области» (1970), определителях по Северо-Западу России (Определитель..., 1981; Цвелёв, 2000), однако в них отмечаются растения, встречающиеся в Псковской обл., а не в Пскове. Ранее нами (Соколова, 2001а) для Пскова отмечено 20 видов голосеменных. По предварительным результатам изучения дендрофлоры (Соколова, 2001б), в Пскове выявлено 206 видов из 32 семейств. В 2002 г. видовой состав дендрофлоры этого города был дополнен с учетом гербария Псковского государственного педагогического института и собственных сборов автора (Соколова, 2002, а, б).

Выяснено, что на территории г. Пскова встречается 219 видов древесных растений, которые относятся к двум отделам *Pinophyta* и *Magnoliophyta*, 35 семействам и 88 родам.

В отделе *Pinophyta* насчитывается 23 вида, принадлежащих к классу *Pinopsida*, 3 семействам и 10 родам. Деревья представлены 16 видами, а кустарники — 7. Из этих 23 видов только 3 аборигенных, а 20 — экзоты, введенные в культуру в разное время. Сем. *Pinaceae* включает в себя 15 видов из 5 родов, сем. *Cupressaceae* — 6 видов из 4 родов, сем. *Taxaceae* — 2 вида одного рода. Род *Pinus* представлен 6 видами. По 3 вида содержат роды *Picea* и *Juniperus*, а по 2 — *Larix* и *Abies*. Мы установили, что в городе культивируется 4 вида, отсутствующие в соседних областях Северо-Запада России: *Pinus wallichiana* A. B. Jacks., *P. nigra* L., *Chamaecyparis pisifera* Sieb. et Zucc. и *Biota* *orientalis* Endl. Для г. Пскова и Псковской обл. помимо этих 4 видов впервые отмечаются *Taxus baccata* L., *T. cuspidata* Sieb. et Zucc. ex Endl., *Juniperus horizontalis* Moench и *J. sabina* L.

Отдел *Magnoliophyta* представлен 197 видами, относящимися к 78 родам и 32 семействам. Из них 125 видов, или 63 % от всех древесно-кустарниковых *Magnoliophyta* — кустарники, 56 видов (28 %) — деревья, 6 видов — лианы, 5 — полукустарники, 6 — кустарнички. Доля видов местной флоры составляет всего 30 % (60 видов), а 70 % видов являются интродуцентами, причем из них дичающих 30 видов, или 15 % от общего числа всех древесно-кустарниковых *Magnoliophyta*. Очевидно, что интродукция растений — важнейший фактор антропогенной трансформации флоры.

Из *Magnoliophyta* впервые для Пскова и Псковской обл. отмечено 24 вида, из них 9 видов не приводились для Северо-Запада России (Цвелёв, 2000).

Самыми богатыми по числу видов являются семейства *Rosaceae* (60 видов и 5 гибридов), *Salicaceae* (30 видов и 4 гибрида), *Oleaceae* (10 видов). Большое число семейств представлено 1—2 видами.

Приводимый ниже список древесных растений включает в себя дикорастущие и культивируемые виды, выявленные на территории г. Пскова в границах 2002 г. (Карта Пскова, 2002).

В списке использованы следующие обозначения: виды, занесенные в «Красную книгу РСФСР» (1988) отмечены знаками — !!; нуждающиеся в охране в Псковской обл. — !; дикорастущие виды — *, дичающие — #; ранее не отмечавшиеся для г. Пскова — ❶; отмеченные впервые для Северо-Запада России — ①.

Встречаемость видов: I — единично; II — вид встречается в 20 % от числа исследованных точек; III — вид встречается в 21—40 % от числа исследованных точек; IV — вид встречается в 41—60 % от числа исследованных точек; V — вид встречается в более, чем 61 % от числа исследованных точек.

Латинские названия приводятся по работе Н. Н. Цвелёва (2000); для видов, отсутствующих в ней названия давались по другим источникам. Названия отдельных видов уточнялись Г. Ю. Конечной и Н. Н. Цвелёвым.

Pinophyta

Pinopsida

Taxaceae: *Taxus baccata* L. — культивируется с 1970-х годов. !! ❶. I; *T cuspidata* Sieb. et Zucc. ex Endl. — культивируется с 1970-х годов !!. ❶. I.

Pinaceae: *Pinus sylvestris* L. — лесообразующая порода пригородных лесов. Культивируется в скверах, парках, во дворах домов, на приусадебных участках. *. IV; *P. mugo* Turra — культивируется с 1970-х годов. I; *P. strobus* L. — культивируется с XIX в. II; *P. sibirica* Du Tour — культивируется с XIX в. II; *P. wallichiana* A. B. Jacks — культивируется с 2001 г., привезена из Подмосковья. ①❶. I; *P. nigra* L. — культивируется с XIX в. Сохранилось 5 деревьев на территории города. !. ① ❶. I.

Larix decidua Mill. — культивируется в скверах. I; *L. sibirica* Ledeb. — культивируется с XIX в., сохранилось несколько деревьев в исторической части города, последнее время часто используют в парках, скверах. III.

Abies alba Mill., *A. sibirica* Ledeb., *A. balsamea* (L.) Mill. — культивируются в скверах и парках, вероятно, с 1960-х годов. I.

Pseudotsuga menziesii (Mirbel) Franco — культивируется с XIX в., сохранилось дерево на территории парка в Крестах; с 1970-х годов высаживается в скверах и парках, аллеях. Образует шишки и семена. III.

Picea abies (L.) Karst. — лесообразующая порода пригородных лесов. Культивируется в парках, аллеях, дворах домов, но страдает в городских условиях, часто гибнет. *. III; *P. glauca* (Moench) Voss — культивируется с 1960-х годов. I; *P. pungens* Engelm. — культивируется с 1960-х годов. IV.

Cupressaceae: *Thuja occidentalia* L. — культивируется с XIX в., сохранилось несколько старых деревьев, с 1960-х годов разводится широко. IV.

Juniperus communis L. — обычен в лесопарках, но встречается в посадках. *. III; *J. horizontalis* Moench — культивируется с 1990-х годов. ❶. I; *J. sabina* L. — культивируется с 1970-х годов. ❶. I.

Biota orientalis Endl. — в скверах и парках, образует семена. ①❶. II.

Chamaecyparis pisifera Sieb. et Zucc. ex Endl. — культивируется с 1990-х годов. ①❶. I.

Magnoliophyta

Schisandraceae: *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. — на приусадебных участках с 1960-х годов. IV.

Ranunculaceae: *Clematis viticella* L. III; *C.* × *jackmannii* T. Moore — на приусадебных участках. III.

Berberidaceae: *Berberis vulgaris* L. — распространен в парках, на кладбищах, во дворах домов. *. III. Встречается темно-пурпурная разновидность (f. *atropurpurea* hort.). I.; *B. thunbergii* DC. — в парках, аллеях, во дворах домов. III.

Mahonia aquifolium (Pursh) Nutt. — на приусадебных участках, с 1990-х годов. II.

Fagaceae: *Quercus robur* L. — в лесопарках, старые посадки дуба можно встретить на кладбищах, в парках и т. п. *. V; *Q. rubra* L. — в парках с 1960-х годов. I.

Betulaceae: *Betula pendula* Roth — в пригородных мелколиственных лесах, на лесных опушках, вырубках; в городских посадках: парках, скверах, аллеях и т. п. *. V; *B. pubescens* Ehrh. — в сырых, заболоченных лесах, в городских посадках. *. V.

Alnus glutinosa (L.) Gaertn. — на заболоченных берегах водоемов, в пригородных лесопарках, по берегам рек. *. III; *A. incana* (L.) Moench — в сырых мелколиственных и хвойно-мелколиственных участках пригородных лесов, по берегам водоемов, изредка на улицах. *. V.

Corylus avellana L. — в пригородных лесах, парках, во дворах домов. *. II.

Juglandaceae: *Juglans mandshurica* Maxim. — в парках, аллеях. II; *J. regia* L. — на приусадебных участках любителей, отмечен с 1960-х годов. II.

Ericaceae: *Ledum palustre* L. — на заболоченных участках в пригородных лесопарках. *. II; *Andromeda polifolia* L. — на заболоченных участках в пригородных лесопарках. *. II.

Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng. — на сухих участках в пригородных лесопарках; для оформления альпийской горки на территории школы № 24. *. II.

Calluna vulgaris (L.) Hull — на заболоченных участках в пригородных лесопарках. *. II.

Vaccinium myrtillus L. — в хвойно-мелколиственных и мелколиственных участках в пригородных лесопарках. *. II; *V. uliginosum* L. — на заболоченных участках сосновых лесов лесопарков. *. II; *Rhodococcum vitis-idaea* L. Avror. — в хвойных лесах лесопарков, использован для оформления альпийской горки на территории школы № 24. *. II.

Salicaceae: *Salix pentandra* L. — на окраинах города, у дорог. *. III; *S. triandra* L. — по берегам рек, в пригородных лесопарках. *. III; *S. fragilis* L. — как декоративное растение, форма var. «sphaerica» Hryniew посажена по набережной р. Великой, в аллеях у дорог, в парках. IV; *S. alba* L. — у дорог, во дворах домов, парках. IV; *S. myrtilloides* L. — на заболоченных участках, на окраинах. *. II; *S. myrsinifolia* Salisb. — в пригородных лесах по опушкам, мелколиственным лесам, по побережьям. *. II; *S. caprea* L. пригородные хвойно-мелколиственные леса, по берегам водоемов, обочинам дорог, на кладбищах. *. III; *S. cinerea* L. — по берегам водоемов, на лесных опушках, в пригородных хвойно-мелколиственных лесах, в Ботаническом саду. *. II;

S. aurita L. — по сырым мелколиственным пригородным лесам, берегам водоемов, обочинам дорог. *. III; *S. starkeana* Willd. — на лесных опушках в пригородных лесах, у дорог. *. II; *S. xerophila* Flod. — отмечена на лесных полянах и опушках, болотах и болотистых лугах. *. II; *S. phylicifolia* L. — на сырых заболоченных лугах, лесных опушках и по берегам рек. *. IV; *S. dasyclados* Wimm. (*S. burjatica* Nas.) — по берегам водоемов, у дорог. *. II; *S. rossica* Nas. — по берегам водоемов, у дорог. *. II; *S. viminalis* L. — по берегам водоемов, у дорог, в парках. *. IV; *S. lapponum* L. — на болотах и болотистых лугах в пригородах. *. II; *S. daphnoides* Vill. — культивируется довольно редко. I; *S. acutifolia* Willd. — по песчаным берегам водоемов, в парках, у дорог. *. III; *S. rosmarinifolia* L. — отмечена на болотистых лугах, лесных полянах, среди кустарников, на известняковых обнажениях. *. II; *S. purpurea* L. — культивировалась в XIX в. в Псковском губернском питомнике, ее посадки производились в Псковском р-не у р. Черехе. В настоящее время разводится и продается населению питомником в Корытово. Отмечена на городском кладбище. I.

Populus balsamifera L. — у дорог, по берегам водоемов, во дворах, дичает. !!. #. III; *P. longifolia* Fisch. — у дорог, в парках, во дворах. #. II; *P.* × *jackii* Sarg. — на набережной р. Великой. I; *P. trichocarpa* Torr. et A. Gray ex Hook. — в парках. I; *P. suaveolens* Fisch. — в садах и парках. II; *P. laurifolia* Ledeb. — в парках, на улицах. I; *P.* × *berolinensis* Dippel — в садах и парках. IV; *P. nigra* L. — в садах и парках, у дорог, по берегам водоемов. II; *P. italica* (Du Roi) Moench (*P. pyramidalis* Rozier) — отмечен однажды по ул. Я. Фабрициуса в 1976 г. ①❶. I; *P.* × *canadensis* Moench — у дорог. III; *P. deltoides* Marsh. — у дорог, в парках. II; *P. tremula* L. — лесообразующая порода мелколиственных пригородных лесов, встречается по улицам, во дворах домов, скверах, парках. *. V; *P. alba* L. — культивируется с XIX в., сохранились старые деревья клона у храма А. Невского, отмечен в садах и парках, во дворах домов. III; *P.* × *canescens* (Anton) Sm. (*P. alba* × *P. tremula*). ①❶. II.

Moraceae: *Morus alba* L. — культивируется с XIX в., сохранилось очень старое, но плодоносящее дерево в окрестностях школы № 47, плодоносило еще в 2001 г.; во дворе дома 38 по ул. Западной 3 дерева высажены в 1990-х годах. ①❶. I.

Tiliaceae: *Tilia plathyphyllos* Scop. — в лесопарках, на улицах, кладбищах. Первые сборы в 1960-е годы. III; *T.* × *vulgaris* Hayne (*T. plathyphyllos* Scop. × *T. septentrionalis* Rupr.) — в лесопарках, на улицах, парках. III; II; *T. cordata* Mill. — встречается повсеместно. *. V.

Ulmaceae: *Ulmus laevis* L. — в садах, парках, скверах, лесопарках, на кладбищах, во дворах домов и т. п. *. V; *U. glabra* Huds. — в садах, парках, скверах, лесопарках, на кладбищах, на улицах и т. п. *. V.

Grossulariaceae: *Grossularia uva-crispa* (L.) Mill. — на приусадебных участках, долго сохраняется на местах старых посадок, в лесопарках, у дорог, дичает. #. IV; *G. reclinata* (L.) Mill. — на приусадебных участках. IV.

Ribes spicatum Robson — на лесных опушках, по берегам водоемов. *. II; *R. scandicum* Hedl. — на лесных опушках, по берегам водоемов. *. II; *R. rubrum* L. — на приусадебных участках, долго сохраняется на местах старых посадок. *. II; *R. alpinum* L. — в лесопарках, среди кустарников, по берегам водоемов, изредка культивируется. *. II; *R. sanguineum* Pursh — на приусадебных участках. I; *R. nigrum* L. — на приусадебных участках, долго сохраняется на местах старых посадок. *. III; *R. aureum* Pursh — на кладбищах, в садах, долго сохраняется на местах старых посадок. #. II; *R. odoratum* Wendl. — на приусадебных участках. II.

Rosaceae: *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. — на кладбищах, во дворах домов, дичает. #. II.

Spiraea latifolia (Ait.) Borkh. — в садах и парках. II; *S. alba* Du Roi — в садах и парках, на кладбищах, на улицах, дичает. #. IV; *S. salicifolia* L. — в садах и парках, у дорог, лесопарках, по улицам, дичает. #. IV; *S.* × *rosalba* Dipp. — в садах и парках, только в культуре. I; *S.* × *billardii* Herincq — в скверах и парках. I; *S.* × *pseudosalicifolia*

Silverside — в садах и парках. I; *S. japonica* L. f. — в садах и парках. II; *S. nano-japonica* Tzvel. — в садах и парках, по улицам. ❶. II; *S. chamaedrifolia* L. — по улицам, в садах и парках, дичает. #. IV; *S.* × *vanhouttei* (Briot) Carrière — в садах и парках. II; *S. media* Fr. Schmidt — в лесопарке Кресты, по улицам, в парках и садах. III; *S. nipponica* Maxim. — в садах и парках. I.

Physocarpus opulifolius (L.) Maxim. — в садах и парках, вдоль дорог, дичает. #. IV.

Rubus idaeus L. — в садах и огородах, в лесопарках, по берегам рек. *. V; *R. nessensis* W. Hall. — в лесопарках, у дорог. *. III; *R. caesius* L. — по берегу р. Великой, в лесопарках, у дорог, заносное, культивируется в садах. *. III.

Rosa rugosa Thunb. — в садах и парках, на улицах, в лесопарках. #. IV; *R. majalis* Herrm. — в разреженных лесах, на гривах речных пойм, у дорог, на улицах. *. IV; *R. glabrifolia* C. A. Mey. ex Rupr. — в садах и парках, лесопарках, дичает. #. IV; *R. acicularis* Lindl. — в парке. *. I; *R. mollis* Smith — на известняковых обнажениях, береговых склонах, в садах, парках. *. !. III; *R. glauca* Pourr. — во дворе дома, дичает. #. I; *R. jundzillii* Bess. — отмечена только на Снятной горе. !. *. I; *R. canina* L. — в садах, парках и лесопарках. *. III; *R. dumalis* Bechst. — в садах и парках, на известняковых обнажениях, на набережной р. Великой. III; *R. afzeliana* Fries — в садах и парках, на лесных полянах и опушках. *. III; *R. caesia* Smith — в садах, парках и лесопарках, на полянах и опушках, у кладбища Орлецы, возможно, дичает. !. #. III; *R. foetida* Herrm. — в садах и парках. I; *R. pimpinellifolia* L. — в садах и парках, во дворах домов, у дорог, дичает. #. IV.

Dasiphora fruticosa (L.) Rydb. — в садах, у домов, в лесопарке Кресты, на улицах, долго сохраняется в местах старых посадок. III.

Chaenomeles japonica (Thunb.) Lindl. ex Spach — в парках и скверах, культивируется с 1960-х годов. II.

Sorbus aucuparia L. — в пригородных лесопарках, по берегам водоемов, в садах и парках. V; *S. intermedia* (Ehrh.) Pers. — в садах и парках, на стадионе «Электрон», улицах. IV.

Aronia mitschurinii Skvorts. et Maitul. — во дворах домов, вдоль дорог, в садах и огородах, дичает. #. IV.

Malus sylvestris Mill. — в лесопарках, парках. *. I; *M. domestica* Borkh. — на приусадебных участках, в скверах и парках, у школ, во дворах домов и т. п. V; *M. prunifolia* (Willd.) Borkh. — в садах и парках, во дворах домов. III; *M. baccata* (L.) Borkh. — в садах и парках. I; *M. niedzwetzkyana* Dieck — в сквере завода «Автоэлектроарматура» с 2000 г., культивируется питомником Зеленхоза для продажи населению с 2000 г. ①❶. I; *M.* × *purpurea* (Barbier) Rehd. (*M. niedzwetzkyana* × *M. atrosanguinea*) — во дворе дома и на участке школы № 14 как останцы старых посадок, в садах и огородах, ①❶. I.

Pyrus ussuriensis Maxim. — сохранились посадки вдоль крепостной стены в Ботаническом саду с XIX в. Использовалась как подвой для прививки. ❶. I; *P. communis* L. — во дворах домов, в посадках вдоль улиц, садах и парках; останцы старых посадок. III.

Amelanchier lamarckii F.-G. Schroeder — в садах и парках, на улицах, у шоссе Санкт-Петербург—Киев, дичает. #. IV; *A. spicata* (Lam.) C. Koch — в садах и парках, на улицах, в лесопарках, на насыпи ж.-д., на ст. Березка, дичает. #. IV; *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt. — по ул. Свердлова, д. 68, у дороги. I. *A. ovalis* Med. — останец старой посадки (на территории детского сада). ①❶. I.

Cotoneaster lucidus Schlecht. — в садах и парках, дичает. #. V; *C. melanocarpus* Lodd. — на лесных полянах, у выходов известняка.*.!. III; *C. integerrimus* Medik. — в садах и парках. IV.

Crataegus rhipidophylla Gand. — на известняковых склонах берегов, в садах и парках, иногда дичает. #. II; *C. orientobaltica* Cin. — по р. Великой, в садах и парках, на улицах, дичает. #. II; *C. monogyna* Jacq. — в садах и парках, на улицах, кладбищах. *. III; *C. sanguinea* Pall. — в садах и парках, на улицах у дорог, дичает. #. IV.

Padus maackii (Rupr.) Kom. — в садах и парках, на улицах, в скверах. III; *P. virginiana* (L.) Mill. — в садах и парках, на улицах отмечена впервые в 2001 г. I; *P. avium*

Mill. — в лесопарках, по лесным опушкам, берегам рек, ручьев; вдоль дорог, во дворах домов, в парках и т. п. *. V.

Padellus pensylvanica (L. f.) Eremin et Yushev — по дороге в Орлецы из Корытово, в сквере городской больницы, в пригородных лесопарках, дичает. #. III.

Cerasus avium (L.) Moench — в садах, огородах. III; *C. vulgaris* Mill. — на приусадебных участках, в садах и парках, на улицах. III; *C. besseyi* (Bailey) Sok. — культивируется Зеленхозом для продажи населению. ①❶. I.

Microcerasus tomentosa (Thunb.) Eremin et Yushev — на приусадебных участках, в садах и парках, на кладбищах, у дорог. II.

Prunus cerasifera Ehrh. — на приусадебных участках, дичает. #. ❶. IV; *P. domestica* L. — в садах и парках, иногда дичает. #. III.

Armeniaca vulgaris Lam. — на приусадебных участках, останец старых посадок по ул. Коммунальная, д. 51. Плодоносит. ①❶. I.

Amygdalus nana L. — на приусадебных участках. I.

Sibiraea altaiensis C. K. Schneid. — в садах и парках отмечена с 1983 г. ①❶. I.

Fabaceae: *Robinia pseudoacacia* L. — по улицам во всех районах города, дает самосев, дичает на берегу р. Великой. Культивируется с 1960-х годов. ❶. #. IV; *R. viscosa* Vent. — отмечена в 1976 г. на Запсковье. ①❶. I.

Caragana arborescens Lam. — с XIX столетия, широко используется в городских посадках, дичает. #. V; *C. frutex* (L.) C. Koch — в лесопарках, парках, скверах, на улицах. III.

Chamaecytisus ruthenicus (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova — на приусадебных участках, известен с 1975 г. ①❶. I.

Genista tinctoria L. — заносный вид; отмечается в Промежицах, у железной дороги в сосняке с 1896 г. (Конспект..., 1970) и обитает там по настоящее время; в 2002 г. был найден на обочине дороги у телецентра. I.

Hippocastanaceae: *Aesculus hippocastanum* L. — в садах и парках, улицах с XIX в. V.

Rutaceae: *Ptelea trifoliata* L. — в садах и парках, лесопарке Кресты, отмечается с 1960-х годов. ❶. I.

Phellodendron amurense Rupr. — в городском парке, отмечается с 1970-х годов. ❶. I.

Aceraceae: *Acer platanoides* L. — в парках, лесопарках, на улицах с XIX в. *. V; *A. campestre* L. — в лесопарке Кресты в 1960 г. отмечен единственный экземпляр, произрастает по настоящее время. I; *A. pseudoplatanus* L. — в дендропарке у р. Мирожки, единственное дерево. I; *A. ginnala* Maxim. — в садах, парках, лесопарке. III; *A. tataricum* L. — в садах и парках, в лесопарке, у школы № 20. IV; *A. rubrum* L. — в сквере завода «Автоэлектроарматура», высажен в 2002 г. I; *A. saccharinum* L. — отмечен как культивируемый вид в садах и парках (Bulygin, Firsov, 1994), но нами не обнаружен. I. *A. negundo* L. — в садах, в парках, лесопарках, уличных посадках и т. п., дичает. #. V.

Celastraceae: *Euonymus europaeus* L. — в садах и парках, на кладбище Орлецы, в сквере завода «Автоэлектроарматура». III; *E. verrucosus* Scop. — в лесопарках, среди кустарников, на Снятной горе, в Ботаническом саду. !. *. II.

Rhamnaceae: *Frangula alnus* Mill. — в лесопарках, по окраинам болот, среди кустарников. *. IV.

Rhamnus cathartica L. — в лесопарках, среди кустарников на Снятной горе; на правом берегу р. Великой, у железнодорожного моста; на улицах. *. III.

Vitaceae: *Vitis amurensis* Rupr. — на приусадебных участках, в саду школы № 1 отмечался в 1960-х годах. III.

Parthenocissus quinquefolia (L.) Planch. — на приусадебных участках, иногда дичает. #. III.

Elaeagnaceae: *Elaeagnus commutata* Bernh. ex Rydb. — в садах и парках; на набережной р. Великой. II; *E. angustifolia* L. — в садах и парках, скверах; в Корытово в одичавшем состоянии. #. ①❶. II.

Hippophaë rhamnoides L. — в садах и парках, скверах, улицах, дичает. Отмечен впервые в 1960-е годы. #. II.

Hydrangeaceae: *Philadelphus pubescens* Lois. — в садах, отмечен впервые в 1967 г., а затем неоднократно во всех районах города. II; *P. caucasicus* Koehne — в садах. I; *P. coronarius* L. — в парках, скверах, садах монастырей, на кладбищах, приусадебных участках. III.

Hydrangea arborescens L. — в садах, скверах, на приусадебных участках. III.

Cornaceae: *Swida alba* (L.) Opiz — в лесопарке Кресты с 1960 г., на кладбище, в парках. II; *S. sericea* (L.) Holub — в лесопарках, скверах, на улицах. II; *S. sanguinea* (L.) Opiz — в парках, на улицах, по известняковым обнажениям коренных берегов рек и оврагов. !. *. II.

Sambucaceae: *Sambucus racemosa* L. — в садах и парках, на крепостной стене Окольного города, набережных. #. IV.

Viburnaceae: *Viburnum lantana* L. — в садах и парках, с 1960-х годов. I; *V. opulus* L. — в лесопарках, парках, скверах, у дорог, на приусадебных участках. *. III. Форма *V. opulus* L. f. *rosea* — на приусадебных участках, во дворах домов.

Caprifoliaceae: *Symphoricarpos rivularis* Suksdorf — в садах и парках, на улицах, у дорог, дичает. #. IV.

Lonicera xylosteum L. — в лесопарках, среди кустарников, в садах и парках, на улицах. *. IV.

L. tatarica L. — в садах, парках, на улицах. III; *L.* × *bella* Zabel — в садах и парках. II; *L. edulis* Turcz. ex Freyn — на приусадебных участках. III; *L. caprifolium* L. — на приусадебных участках, на Мироносицком кладбище. ❶. I.

Weigela × *hybrida* hort. (*W. florida* (Bunge) A. DC. × *W. praecox* (Lemoine) Bailey) — на приусадебных участках. ❶. I.

Apocynaceae: *Vinca minor* L. — на приусадебных участках, кладбищах, в скверах. II.

Oleaceae: *Ligustrina amurensis* Rupr. — в садах и парках, на улицах, цветет и плодоносит. ❶. III.

Syringa josikaea Jacq. f. ex Reichb. — в садах и парках. IV; *S. villosa* Vahl — в садах и парках. II; *S. reflexa* Schneid. — в садах и парках. II; *S. vulgaris* L. — в садах и парках, скверах, на приусадебных участках. V.

Ligustrum vulgare L. — в садах и парках. III.

Forsythia ovata Nakai — в садах и парках. ❶. I.

Fraxinus americana L. — в садах и парках, на улицах. II; *F. pennsylvanica* Marshall — в садах и парках. II. *F. excelsior* L. — в садах и парках, лесопарках. *. IV.

Lamiaceae: *Hyssopus officinalis* L. — на приусадебных участках. I.

Thymus serpyllum L. — в лесопарках, использован для оформления альпийской горки на территории школы № 24. *. II.

Menispermaceae: *Menispermum dahuricum* DC. — на Дмитриевском кладбище, дичает. ①❶. #. I.

Buxaceae: *Buxus sempervirens* L. — в сквере завода «Автоэлектроарматура», на приусадебных участках. ①❶. I.

Anacardiaceae: *Rhus typhina* L. — выращивается для продажи населению. ①❶. I.

Благодарности

Выражаю сердечную благодарность Н. Н. Цвелёву и Г. Ю. Конечной за помощь в определении растений, сотрудникам кафедры ботаники Псковского государственного педагогического института за помощь в оформлении гербария и поддержку.

Работа выполнена при поддержке гранта Федеральной целевой программы «Интеграция» (проект № Э0404).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Григорьевская А. Я. Флора города Воронежа. Воронеж, 2000. 200 с.

Игнатьева М. Е. Рабочее совещание «Изучение флоры городов» // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1335—1337.

Ильминских Н. Г. Анализ городской флоры (на примере города Казани): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 23 с.

Ильминских Н. Г., Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Конспект флоры г. Ижевска и его окрестностей // Природа Ижевска и его окрестностей / Сост. В. М. Подсизерцев. Ижевск, 1998. С. 81—171.

Карта Пскова. Город и окрестности. Новгород, 2002.

Конспект флоры Псковской области. Л., 1970. 175 с.

Кремер Б. П. Деревья. Местные и завезенные виды Европы. М., 1998. 287 с.

Определитель растений Северо-Запада России / Под ред. Н. А. Миняева. Л., 1981. 370 с.

Соколова И. Г. Дендрофлора г. Пскова // Ботанические сады России: история, место и роль в развитии современного общества. Соликамск, 2001а. С. 163—164.

Соколова И. Г. Хвойные в озеленении г. Пскова // Северо-Запад России: взаимодействие общества и природы / Матер. общ.-науч. конф. с международным участием (Псков, 29—30 ноября 2001 г.). Ч. 1. Псков, 2001б. С. 133—138.

Соколова И. Г. Охраняемые растения-интродуценты г. Пскова // РИО + 10: Охрана окружающей среды, природопользование, образование. Матер. Псковской областной экологич. конф. Великие Луки. 2002а. Вып. 7. С. 158—164.

Соколова И. Г. Дендрофлора г. Пскова // Северо-Запад России: взаимодействие общества и природы. Матер. общ.-науч. конф. с междунар. участием (Псков, 29—30 ноября 2002 г.). Ч. 1. Псков, 2002б. С. 100—123.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Чичев А. В. Синантропная флора города Пущина // Экология малого города. Пущино, 1981. С. 18—42.

Buligin N. E., Firsov G. A. A comparison of the assortment of broad-leaved trees and shrubs // Robacksdalen meddelar. 1994. N 2. 25 s.

Ćwikliński E. Flora synantropijna Szczecina // Monographiae botanicae. Warszawa, 1970. Vol. 33. 103 p.

SUMMARY

The floristic investigations on the synantropic flora (trees and shrubs) of Pskov were conducted in 1960—2002. The list of trees and shrubs of Pskov comprises 219 species, including 22 *Pinophyta* and 199 *Magnoliophyta*. 86 % of *Pinophyta* and 70 % of *Magnoliophyta* are non-indigenous species. The deliberate introduction of plants is a factor of transformation of the flora.

УДК 582.542.58.845.(57)

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 11

© М. В. Олонова

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *POA* (*POACEAE*)

M.V. OLONOVA. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL OF CHARACTERS SIBERIAN SPECIES OF THE GENUS *POA* (*POACEAE*)

Томский государственный университет
634050 Томск, ул. Ленина, 36
E-mail: olonova@bio.tsu.ru
Поступила 10.03.1999
Окончательный вариант получен 11.03.2003

Проведено сравнительное изучение эпидермы листовых пластинок и язычков, стеблей, цветковых чешуй, а также расположения склеренхимы на поперечном срезе оси метелки у 23 сибирских видов *Poa*, относящихся к 11 секциям. Установлено, что чем сильнее различаются отдельные виды морфологически, тем более четко выражены их анатомические различия. Близкие виды характеризуются сходным анатомическим строением.

Ключевые слова: анатомия, морфология, *Poa* L., Сибирь.

Род *Poa* L. — мятлик, занимает одно из ведущих мест во флорах холодного и умеренного поясов северного полушария. Виды рода широко распространены и нередко являются доминантами самых разных растительных сообществ от высокогорий Южной Сибири до Арктики и от пойменных лугов до сухих каменистых степей. В Сибири род мятлик насчитывает 36 видов, из которых 12 являются политипическими (Олонова, 1990); представлены 12 из 15 секций рода, произрастающих в восточном полушарии.

В строении абаксиальной эпидермы листа злаков выделяются несколько типов клеток — длинных и коротких покровных, а также замыкающих клеток устьиц (Metcalfe, 1960). Скульптурные образования представлены окремнелыми бугорками, шипиками и волосками (по терминологии Т. С. Николаевской и Л. Р. Петровой (1989)). В целом же строение и вегетативных, и генеративных органов мятликов, как и всех злаков, чрезвычайно однообразно, вследствие чего число признаков, используемых в систематике злаков, очень ограничено, что, с одной стороны, затрудняет разграничение отдельных видов, а с другой — выявление филетических линий или векторов эволюции. Поэтому постоянно ведутся поиски новых признаков, пригодных для использования в систематике.

В настоящее время имеется довольно много работ, посвященных как исследованию анатомических признаков злаков, так и использованию их для систематики (Мирославов, 1962, 1974; Vignal, 1979; Николаевская, Петрова, 1989; Пробатова, 1993; Herrera-Arietta, Grant, 1994, и др.). Особенно большое значение имеют анатомические особенности листовой пластинки (Константінова, 1960; Metcalfe, 1960; Пробатова, 1974; Ellis, 1979; Garcia-Gonzalez, 1983, и др.). Различия в строении листа между отдельными родами злаков (Girija, 1965, 1970; Rudnicka-Sterna, 1972; Clifford, Watson, 1977) и даже видами *Poa*, например на Украине, Кавказе и Дальнем Востоке (Пояркова, 1966; Галкин, 1974; Пробатова, 1974), настолько велики, что на основании этих признаков можно составить ключи для определения. Сибирские мятлики изучены в этом отношении недостаточно (Олонова, 1999). Задача настоящей работы — изучение анатомических признаков сибирских мятликов с тем, чтобы использовать эти признаки для диагностики и филогенетических построений.

Материал и методика

Исследованы 23 вида мятликов, относящихся к 11 секциям (табл. 1) в крупных и полиморфных секциях (*Poa* и *Stenopoa*) 7 и 6 видов соответственно, а в 9 других секциях (*Oreinos*, *Abbreviatae*, *Ochlopoa* и др.) — по 1—2 вида. У видов с узким ареалом и узкой экологической амплитудой (*Poa pseudoabbreviata* Roshev., *P. paucispicula* Schribn. et Mer.) образцы отбирали с 1—3 гербарных листов, а у видов с обширным ареалом и широкой экологической амплитудой (*P. palustris* L., *P. pratensis* L.) — с 5—8 гербарных листов, чтобы выявить возможную географическую и экологическую изменчивость исследуемых признаков. В отдельных случаях для определения степени варьирования признаков исследование проводили на более многочисленном материале. Для получения сопоставимых результатов растения использовали в фазе цветения, с хорошо развитыми верхними стеблевыми листьями.

Были исследованы листья, стебли, оси метелки, нижние и верхние цветковые чешуи (табл. 1, 2). Абаксиальная эпидерма изучалась с учетом особенностей ее строения у злаков: как известно, строение эпидермы над жилками и между ними у злаков существенно различается и обладает своими характерными особенностями, имеющими диагностическое значение. При изучении эпидермы отбиралось от 5 до 8 особей с каждого гербарного листа, при этом на листовой пластинке просматривалось по 10 полей зрения. Для анализа использовались средние значения показателей.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика абаксиальной поверхности эпидермы листовой пластинки некоторых сибирских видов *Poa* L.

Секции	Виды	Между проводящими пучками							Над проводящими пучками			
		устьица		длинные клетки				короткие клетки (наличие)	короткие клетки			длинные клетки
		среднее число в поле зрения	средняя длина (мкм)	средняя длина клетки (мкм) A	средняя ширина клетки (мкм) B	A : B	извилистость клеточных стенок		тип сочетания коротких клеток	шипики (наличие)	форма коротких клеток	извилистость клеточных стенок
1	*Poa alpina*	4.50	8.88	45.93	5.93	7.6	—, +	+	1	—	к	—
2	*P. bulbosa*	5.00	8.74	42.22	6.67	6.6	—, +	—	1	+	с	—
3	*P. smirnovii*	2.50	11.85	42.22	6.67	6.6	—, +	+	1	+	к	+, ++
3	*P. arctica*	2.00	9.26	34.82	5.19	6.7	++	+	1, 2	+	б	++
3	*P. pratensis*	2.33	11.16	53.33	5.93	8.9	—, +	+	1, 2	+	б	+, ++
3	*P. angustifolia*	4.67	11.11	51.85	5.19	10	++	+	1, 2	+	с	+, ++
3	*P. raduliformis*	1.60	11.13	51.85	5.93	8.8	+++	+	1, 2	+	б, с	+, ++
3	*P. alpigena*	3.25	10.96	66.67	5.93	11.2	++	+	1, 2	+	к, с	+, ++
3	*P. tianschanica*	5.20	6.07	44.44	5.93	7.8	+	+	1, 2	+	к, с	+, +++
4	*P. ircutica*	2.63	6.67	37.04	5.19	7.1	—, +	+	1, 2, 3	+	к, б, с	+, ++
4	*P. vereczaginii*	2.75	9.17	44.38	5.93	7.0	—	+	1(2)	+	к(б)	+
5	*P. remota*	8.11	5.26	47.41	5.93	8.0	—, +	+	1, (2)	+	к, с	++, +++
6	*P. sibirica*	4.50	5.56	37.78	5.19	6.4	—, +	—	1	+	у	+, ++
7	*P. trivialis*	17.00	5.76	37.04	5.93	6.3	—	—	—	+	к	+
8	*P. supina*	10.35	6.10	33.33	5.93	5.6	—	—	—	—	у	—, +
9	*P. paucispicula*	0.29	6.59	45.93	4.44	10.3	—, +	—	1	—, (+)	к	+
10	*P. pseudoabbreviata*	3.90	9.85	40.00	5.42	7.8	—	—	—	+	—	—
11	*P. palustris*	3.28	9.63	51.85	5.93	10.0	—, +	+	1, 2, 3	+	к, б, с	—, +
11	*P. nemoralis*	3.07	9.52	45.03	5.93.	10.1	—, +	+	1, 2	+	к, с	—, +
11	*P. argunensis*	8.33	7.33	33.30	5.93	5.58	+++	+	1, 2	+	х	++
11	*P. reverdattoi*	8.00	7.12	37.04	5.93	7.45	+++	+	1, 2	+	х	++
11	*P. altaica*	0.30	8.23	40.79	5.19	6.2	++	+	1, 2	+	к, б	+, ++
11	*P. glauca*	11.40	8.23	37.04	5.93	6.4	—, +	+	1, 2	+	к, б	+, ++

Примечание. Секции: 1 — *Alpinae*, 2 — *Bulbosae*, 3 — *Poa*, 4 — *Nivicolae*, 5 — *Homalopoa*, 6 — *Macropoa*, 7 — *Coenopoa*, 8 — *Ochlopoa*, 9 — *Oreinos*, 10 — *Abbreviatae*, 11 — *Stenopoa*. Между проводящими пучками: короткие клетки: — — отсутствуют, + — присутствуют; клеточные стенки: — — прямые, + — слабо извилистые, ++ — сильно извилистые, +++ — очень сильно извилистые. Над проводящими пучками: тип сочетания коротких клеток: — — не выявлены, 1 — одиночные, 2 — парные, 3 — в группах по 3 и более; шипики: — — отсутствуют, + — присутствуют; короткие клетки: — — не выявлены, к — квадратные, б — бобовидные, х — Х-видные, с — суженные, у — удлиненные; клеточные стенки длинных клеток: — — прямые, + — слабо извилистые, ++ — сильно извилистые, +++ — очень сильно извилистые.

ТАБЛИЦА 2

Анатомическая характеристика некоторых сибирских видов *Poa* L.

Секции	Виды	Язычок		Стеблевая эпидерма			Ось метелки	Верхняя цветковая чешуя (между килями)				Нижняя цветковая чешуя (между жилками)	
		шипики	волоски	шипики	окремнелые бугорки	тип сочетания коротких клеток	шипики	окремнелые бугорки	шипики	волоски	устьица	волоски	шипики
1	*Poa alpina*	—	—	—	—	1	—	+	—	+	—	+	—
2	*P. bulbosa*	—	—	—	—	1	+	+	—	—	—	—	—
3	*P. smirnovii*	—	—	—	—	1, (2)	—, (+)	+	+	+	—	—	+
3	*P. arctica*	—	—	—	—	1	—, (+)	+	+	+	—	+	+
3	*P. pratensis*	+	—	—	—	0	+	+	—, (+)	—	—	—	—, (+)
3	*P. angustifolia*	—, +	—	—	—	1	+	+	—, (+)	—	—	—	—, (+)
3	*P. raduliformis*	+	—	—	—	1	+	+	+	—	—	—	—, (+)
3	*P. alpigena*	+	—	—	—	1	—, (+)	+	+	—	—	—	—, (+)
3	*P. tianschanica*	+	—	—	—	1	+	+	+	—	—	—	—
4	*P. ircutica*	+	—	—	—	1	—	+	+	—	—	—	—
4	*P. vereczaginii*	+	—	—	—	1	—	+	—, (+)	—	—	—	—
5	*P. remota*	+	—, (+)	—	—	1	+	+	—, (+)	—	—	—	—
6	*P. sibirica*	+	—, (+)	—	—	1	+	+	+	—	—	—	—, (+)
7	*P. trivialis*	+	—	+	—	1	+	+	—, (+)	—	—	—	—
8	*P. supina*	—	—	—	—	1	—	—, (+)	—	—	—	—	—
9	*P. paucispicula*	—	—	—	—	1	—, (+)	—, (+)	+	—	—	—	—
10	*P. pseudoabbreviata*	—, (+)	—	+	—	1	+	+	+	—	—	—	—
11	*P. palustris*	+	—	+	—	1	+	+	+	—	—	—	—
11	*P. nemoralis*	+	—	+	—	1	+	+	+	—	—	—	—
11	*P. argunensis*	+	—, (+)	+	+	1, 2	+	+	+	+	—	+	+
11	*P. reverdattoi*	+	—, (+)	+	+	1	+	+	+	+	—	+	+
11	*P. altaica*	+	—, (+)	+	—, (+)	1	+	+	+	—, (+)	+	+	+
11	*P. glauca*	+	—, (+)	+	—, (+)	1	+	+	+	—, (+)	+	+	+

Примечание. — — отсутствуют; + — присутствуют; тип сочетания коротких клеток: 1 — одиночные, 2 — парные. Остальные обозначения те же, что и в табл. 1.

У язычка просматривалась вся поверхность, а зарисовывался участок, взятый из верхней части нижней трети, лежащий ближе к средней линии. У стеблей изучалась эпидерма на образцах из верхней части стебля на 0.5—0.7 см ниже основания метелки.

У метелки учитывалось расположение склеренхимы на поперечном срезе в нижнем междоузлии и поверхность веточек. Поверхность цветковых чешуй просматривалась полностью, зарисовывались участки из верхней части нижней трети.

Препараты были изготовлены по общепринятым методикам (Прозина, 1960). Для изучения эпидермы отобранные образцы вымачивали в течение 10—15 мин в 20 %-м растворе NaOH, затем промывали водой и помещали на предметное стекло адаксиальной стороной вверх, после чего абаксиальную эпидерму вместе с мезофиллом аккуратно соскабливали при помощи бритвы (Москалева, 1989).

Исследования проводили в световом микроскопе «Биолам», для измерений использовали окуляр-микрометр, рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-1. Подсчет числа устьиц в поле зрения производили при увеличении 15 × 20.

Результаты и обсуждение

Виды мятликов существенно различаются по форме, размерам и расположению коротких клеток листовой эпидермы, наличию или отсутствию их в области между проводящими пучками, по степени извилистости клеточных стенок (табл. 1; рис. 1). Почти все исследованные виды имеют шипики над проводящими пучками; у отдельных видов помимо них отмечены и окремнелые бугорки (*P. trivialis* L., *P. reverdattoi* Roshev., *P. argunensis* Roshev.), а у *P. pseudoabbreviata* шипики располагаются даже в области между проводящими пучками. Своеобразную форму клеток листовой эпидермы имеют *P. supina* Schrad. и *P. trivialis*. У *P. supina* в области между проводящими пучками длинные клетки имеют форму почти правильных вытянутых шестиугольников. Короткие клетки в этой области отсутствуют вообще. Над проводящими пучками среди узких длинных клеток с прямыми стенками встречаются укороченные клетки с очень извилистыми стенками. Строго говоря, их нельзя назвать короткими, поскольку они довольно сильно вытянуты в длину, тем не менее, они значительно короче обычных длинных клеток, присущих этой области, и существенно отличаются от них по форме. Похожего типа клетки встречаются у *P. sibirica* Roshev.

Над проводящими пучками короткие клетки присутствуют в том или ином количестве у всех видов. Чаще они располагаются одиночно, но нередко и попарно, как у *P. raduliformis* Probat., *P. alpigena* (Fries.) Lind., *P. tianschanica* (Regel) Hackel ex O. Fedtsch., могут быть квадратными, округлыми, бобовидными, х-видными (с вогнутыми сторонами), обыкновенно сохраняя определенный тип на видовом уровне (табл. 1).

У *P. trivialis* устьица расположены строго в 2 ряда, и форма длинных клеток между ними также приближается к шестиугольной. Короткие клетки практически отсутствуют не только в области между жилками, но и над жилками. Но в последней очень ярко выражены шипики.

В строении эпидермы листовой пластинки имеются некоторые черты специализации, присущие ксерофитам (Мирославов, 1962, 1974). Однако наряду с признаками, имеющими приспособительный характер (уменьшение средней длины клеток, увеличение толщины и извилистости их антиклинальных стенок) у ксероморфных видов (*P. attenuata* Trin., *P. argunensis*, *P. glauca* Vahl и др.), ряд признаков (длина устьиц и их среднее количество в поле зрения) не обнаруживает явного тяготения к той или иной экологической группе.

K. Latowski (1997), исследовавший устьица как злаков, так и других семейств, связывает размеры устьиц с плоидностью растения, указывая, что чем выше плоидность, тем больше длина устьиц. У сибирских мятликов мелкие устьица были обнаружены и у ксероморфного *P. tianschanica*, и у мезоморфных *P. sibirica*, *P. remota* Forsell., *P. trivialis* и *P. supina* (последние 4 вида являются диплоидными). Вместе с тем наиболее крупные устьица принадлежат явно высокохромосомным *P. smirnovii* Roshev, *P. pratensis*, *P. alpigena*, *P. angustifolia* L. и *P. raduliformis*. Что касается *P. tianschanica*, то этот вид имеет предположительно гибридное происхождение, но его соматическое хромосомное число, к сожалению, до сих пор не известно. Крайне редко расположены устьица у *P. paucispicula*.

Исследование поверхности язычка также выявило своеобразные черты строения некоторых видов *Poa* (рис. 1; табл. 2). У большинства из них на поверхности были обнаружены шипики, у отдельных особей *P. sibirica*, *P. pratensis* и *P. raduliformis* (единично — у *P. remota*) — волоски, у *P. smirnovii*, *P. arctica* R. Br. и *P. reverdattoi* — короткие клетки.

Стеблевая эпидерма, как и листовая, имеет неоднородную структуру над проводящими пучками и между ними (рис. 2). Виды различаются по наличию или отсутствию шипиков и окремнелых клеток, которые располагаются строго над проводящими пучками, по форме и сочетанию коротких клеток, по длине и степени извилистости стенок длинных клеток как над проводящими пучками, так и между ними. Так, если у *P. alpina* L., *P. bulbosa* L. и *P. alpigena* клеточные стенки слабо извилистые, а у *P. pseudoabbreviata* и *P. smirnovii* почти прямые, то у *P. arctica*, *P. sibirica*, *P. reverdattoi*, *P. argunensis* и *P. glauca* в большинстве случаев они сильно извилистые. При этом длинные клетки над проводящими пучками и между ними могут сильно различаться по степени извилистости клеточных стенок (*P. angustifolia*). *P. supina* существенно отличается по форме длинных клеток, лежащих между проводящими пучками: длинные клетки этого вида имеют форму вытянутых шестиугольников, в то время как у большинства видов *Poa* они представляют собой вытянутые прямоугольники.

На поперечном срезе оси метелки были выявлены некоторые различия в количестве и расположении склеренхимы у разных видов (рис. 2), но прямой зависимости между этими признаками и экологической приуроченностью видов проследить не удалось: и самое малое, и самое большое количество склеренхимы было зафиксировано соответственно у мезоморфных *P. smirnovii* и *P. ircutica* Roshev. Тем не менее заметно, что с повышением ксероморфности появляется продольная складчатость как на оси метелки, так и на стебле за счет сильного развития склеренхимных тяжей над проводящими пучками. У некоторых видов *Poa* эпидерма оси метелки также содержит шипики. Поверхность веточек метелки у одних видов всегда гладкая, лишенная шипиков и окремнелых бугорков (*P. alpina*, *P. annua*, *P. supina*, *P. paucispicula* и др.), у других — всегда покрыта многочисленными шипиками, расположенными правильными рядами (*P. palustris*, *P. argunensis*, *P. reverdattoi*, *P. glauca*, *P. altaica* Trin.), у третьих шипики разбросаны беспорядочно, при этом сильно варьируют как их длина, так и густота, так что на одном гербарном листе встречаются особи с веточками метелки как относительно густо покрытыми шипиками, так и с совершенно голыми. Особенно заметно выражено это варьирование у видов секции *Poa* — *P. pratensis* и *P. alpigena*.

Строение цветковых чешуй мятликов довольно однообразно: у большинства исследованных видов эпидерма нижних и верхних цветковых чешуй состоит из удлиненных клеток с сильно извилистыми стенками, чередующихся с окремнелыми бугорками. По направлению к верхушке увеличивается длина клеток. Обычно при основании цветковых чешуй бугорки располагаются более густо, к верхушке они делаются более редкими, часто переходя в шипики (Олонова, 1999). Шипики были обнаружены на поверхности цветковых чешуй многих видов (табл. 2). При этом у ряда видов в строении эпидермы цветковых чешуй были выявлены некоторые особенности. Так, у *P. bulbosa*, *P. supina* и *P. annua* L. окремнелые бугорки на верхней цветковой чешуе совершенно отсутствуют (рис. 3), а у *P. paucispicula* встречаются лишь единично. У *P. alpina*, *P. smirnovii* s. l., *P. reverdattoi*, *P. argunensis* и *P. altaica* как на нижних цветковых чешуях, так и на верхних у большинства особей имеются волоски, однако этот при-

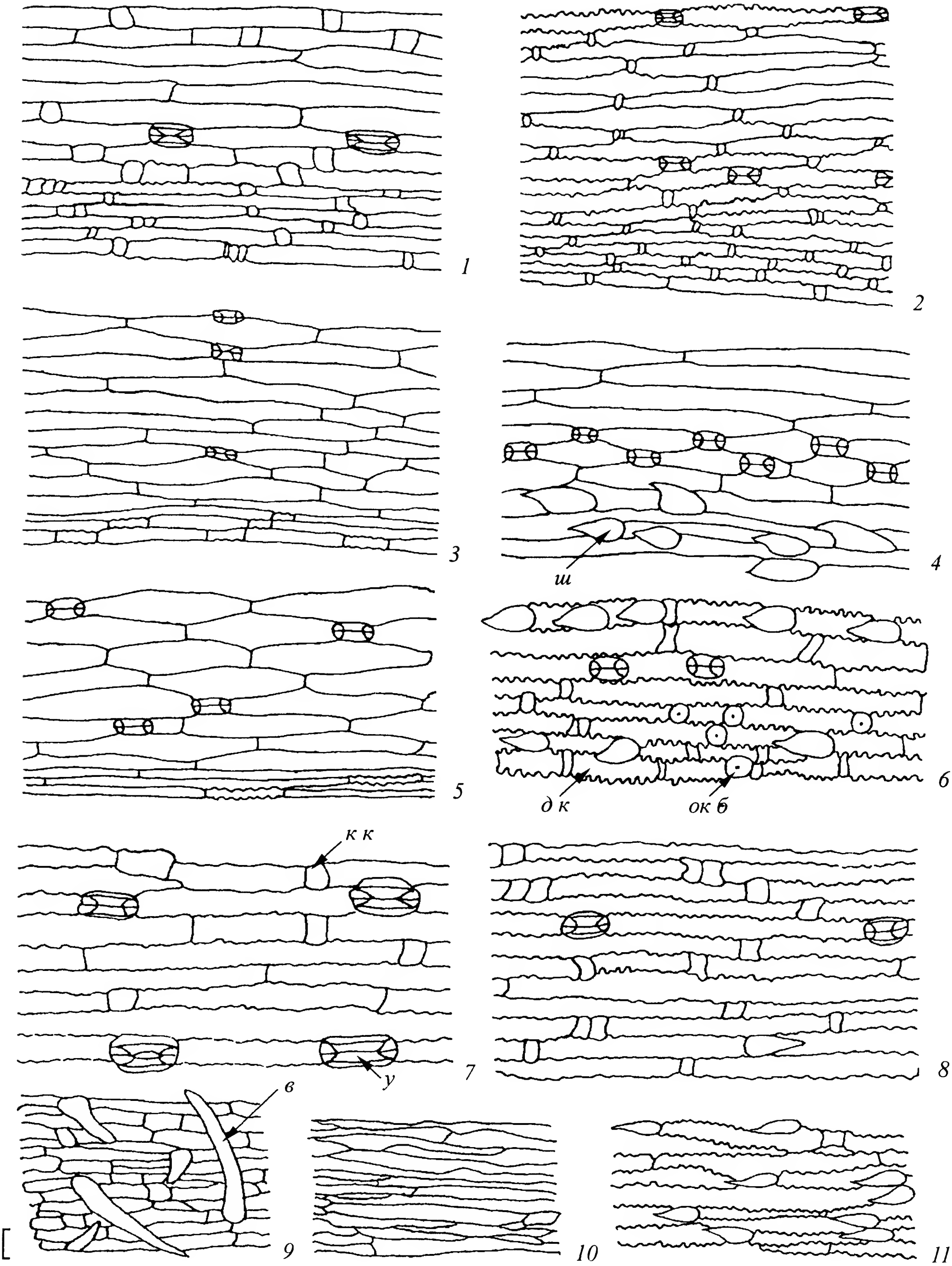


Рис. 1. Строение поверхности верхнего стеблевого листа.

1—8 — абаксиальная эпидерма пластинки, *9—11* — поверхность язычка. *1* — *Poa ircutica*; *2* — *P. remota*; *3* — *P. sibirica*; *4* — *P. trivialis*; *5* — *P. supina*; *6* — *P. reverdattoi*; *7* — *P. smirnovii*; *8* — *P. arctica*; *9* — *P. sibirica*; *10* — *P. paucispicula*; *11* — *P. reverdattoi*. *в* — волоски, *д к* — длинные клетки, *к к* — короткие клетки, *ок б* — окремнелые бугорки, *у* — устьица, *ш* — шипики. Масштабная линейка — 10 мкм.

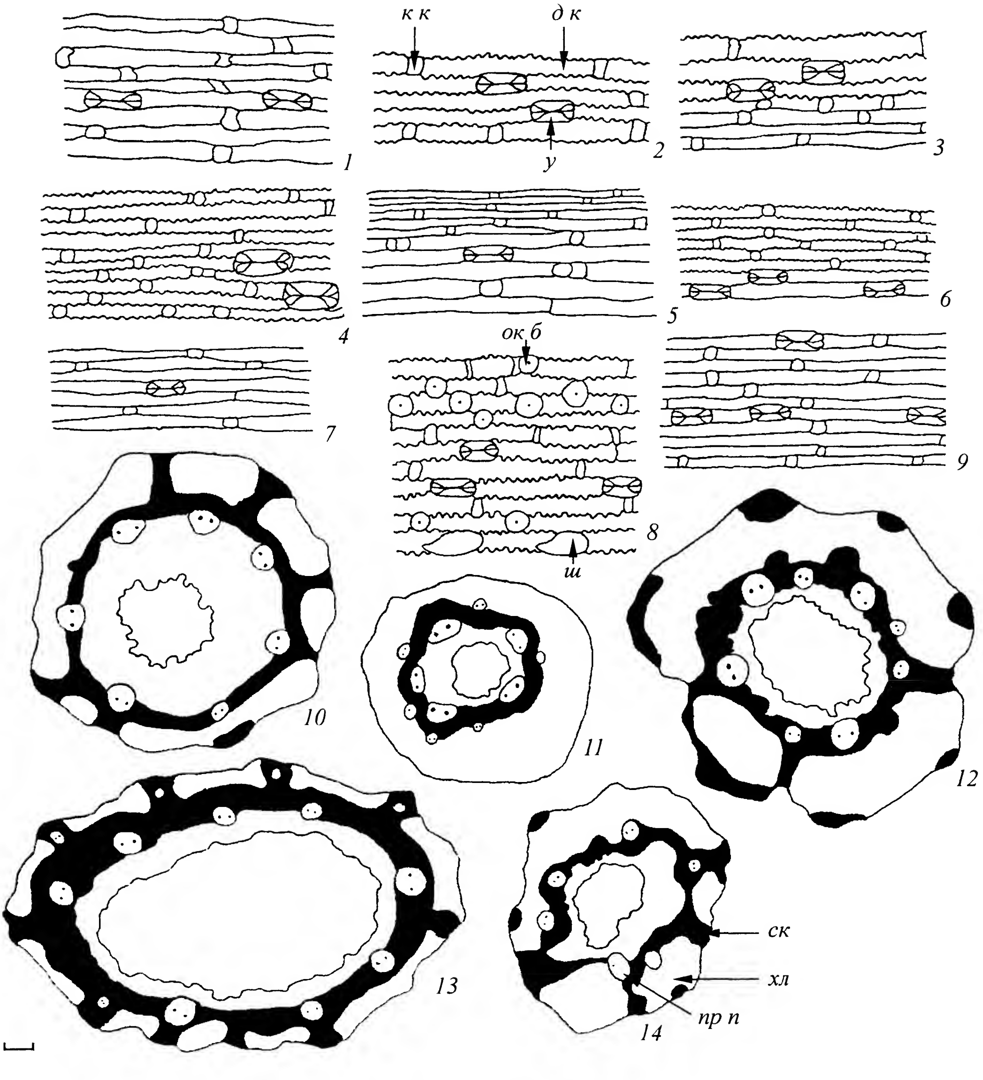


Рис. 2. Строение стебля и метелки.

1—9 — эпидерма, *10—14* — ось метелки на поперечном срезе. *1* — *Poa smirnovii*; *2* — *P. arctica*; *3* — *P. angustifolia*; *4* — *P. tianschanica*; *5* — *P. ircutica*; *6* — *P. sibirica*; *7* — *P. supina*; *8* — *P. reverdattoi*; *9* — *P. pratensis*; *10* — *P. alpigena*; *11* — *P. smirnovii*; *12* — *P. glauca*; *13* — *P. ircutica*; *14* — *P. reverdattoi*. *пр п* проводящий пучок, *ск* — склеренхима, *хл* — хлоренхима. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 10 мкм.

знак может довольно сильно варьировать в пределах популяции (Олонова, 2000). В целом же признаки цветковых чешуй мало изменчивы в пределах рода, разнообразием отличаются только трихомы килей верхних цветковых чешуй, варьирующие от мелких зубцевидных шипиков у *P. trivialis* до длинных волосков у *P. supina* (Олонова, 1999). Тем не менее этот признак успешно используется многими систематиками для разграничения секций мятликов и для выявления родственных отношений между секциями.

K. Rajbhandari (1990) обнаружил устьица на верхних цветковых чешуях *P. arctica*, *P. glauca*, *P. sibirica*, *P. annua*, *P. trivialis*, *P. angustifolia* и *P. bulbosa* (исследования проводились главным образом на шведском и непальском материале). При этом у 2 последних видов устьица были найдены у всех исследованных особей, а у остальных отмечены чешуи как с устьицами, так и без устьиц. Устьица на эпидерме верх-

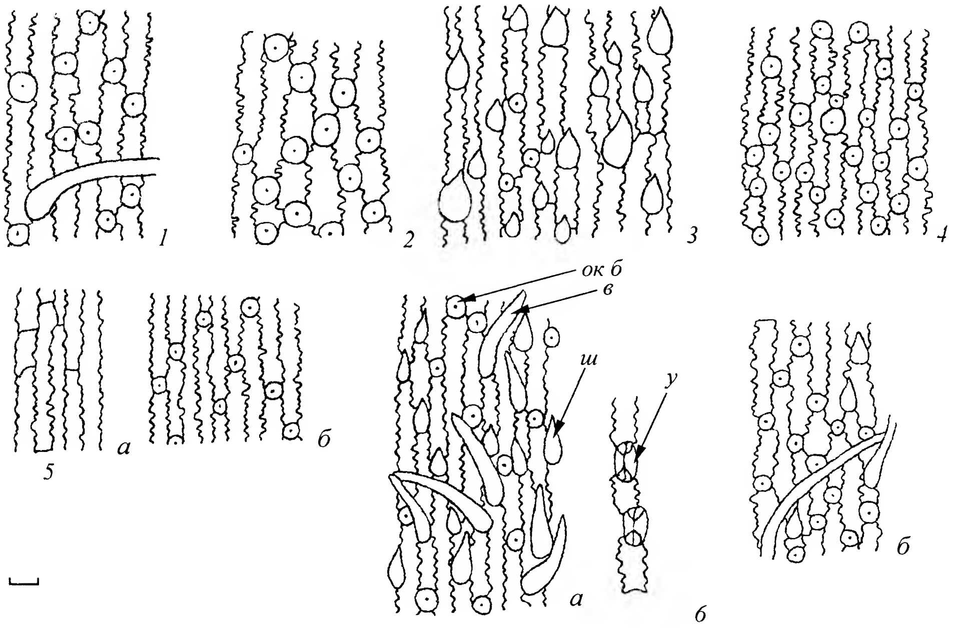


Рис. 3. Эпидерма цветковых чешуй.

1, 2 , 3, 5а, 6а — верхняя цветковая чешуя; *3, 4, 5б, 6б* — нижняя цветковая чешуя. *1* — *Poa arctica*; *2* — *P. alpigena*; *3* — *P. raduliformis*; *4* — *P. remota*; *5* — *P. supina*; *6* — *P. glauca*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 10 мкм.

них цветковых чешуй были обнаружены нами только у 2 видов — *P. glauca* и *P. argunensis*.

Проведенное исследование позволило выявить широкое разнообразие анатомо-морфологических структур, характерных для сибирских мятликов. Большую стабильность проявляют признаки генеративных органов — нижних и верхних цветковых чешуй. Анатомическое строение стеблей и листьев в значительной мере обусловлено влиянием экологических факторов, поэтому в их строении наиболее часто прослеживаются черты приспособления вида к условиям существования, приобретенные в ходе эволюции. Особенно хорошо это заметно на примере секции *Stenopoa*. Вместе с тем ряд достаточно вариабильных признаков (средняя длина устьиц, их среднее число в поле зрения) не носит приспособительного характера. Исследования сибирских мятликов в целом согласуется с гипотезой K. Latowski (1997) о том, что длина устьиц прямо зависит от плоидности растения.

Показано, что многие сибирские мятлики, особенно принадлежащие к одной секции, характеризуются специфическим сочетанием анатомических признаков (форма длинных и коротких клеток эпидермы и их сочетание, необычные размеры устьиц, наличие окремнелых бугорков, шипиков и волосков на веточках метелки и цветковых чешуях и т. д.). Было выявлено, что чем лучше различаются отдельные виды по морфологическим признакам, тем значительнее их анатомические различия, и чем более изменчив вид морфологически, тем сильнее варьируют его анатомические признаки. Близкие виды характеризуются сходным анатомическим строением, в связи с чем особенности анатомического строения не могут служить для их разграничения. Следовательно, после изучения большего числа видов и более детального исследования изменчивости анатомических признаков их можно будет использовать для систематических и филогенетических построений.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Е. А. Мирославову за консультации и Е. Н. Немирович-Данченко за неоценимую помощь при подготовке текста статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галкин М. А. К использованию анатомических исследований в диагностике и таксономии растений на примере мятликов // Актуальные вопросы фармацеи. Ставрополь, 1974. Вып. 2. С. 329—333.

Константінова А. Г. Анатомічні особлівості деякіх відів р. тонконіг (*Poa* L.) україньской флорі // Укр. бот. журн. 1960. Т. 17. № 1. С. 51—58.

Мирославов Е. А. Некоторые черты ксероморфного строения эпидермиса листа ряда злаков // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 9. С. 1339—1342.

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 184 с.

Москалева Г. И. Анатомические методы исследования культурных растений. Методические указания. Л., 1989. 76 с.

Николаевская Т. С., Петрова Л. Р. Структура перикарпия зерновки и цветковых чешуй злаков. Л., 1989. 87 с.

Олонова М. В. Poa L. — Мятлик // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 163—186.

Олонова М. В. Исследование анатомических и палинологических признаков сибирских мятликов (*Poa* L.) для целей систематики. Деп. ВИНИТИ. М., 1999. № 894-И 99. 45 с.

Олонова М. В. О *Poa smirnovii* Roshev. и *Poa arctica* R. Br. на территории Сибири // Сист. зам. по матер. Гербария им. П. Н. Крылова при Томском гос. ун-те. 2000. Вып. 92. С. 25—29.

Пояркова Е. Н. Анатомическое строение листьев мятликов флоры УССР // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 6. С. 841—844.

Пробатова Н. С. О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*) // Новости сист. высш. раст. Л., 1974. С. 44—54.

Пробатова Н. С. Злаки российского Дальнего Востока: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток. 1993. 74 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 207 с.

Clifford H. T., Watson L. Identifing grasses. Data, methods and illustrating. Brisbane, 1977. 146 p.

Ellis R. P. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the *Poaceae*. II. The epidermis as seen in surface view // Bothalia. 1979. Vol. 12. P. 641—671.

Garcia-Gonzalez R. Epidermis foliares de algunas especies de *Festuca*, *Poa* y *Bellardiochloa* en el Pirineo Occidental // Anales Jard. Bot. Madrid, 1983. T. 39. N 2. P. 389—404.

Girija R. P. Key to some Kanzas (USA) grasses based upon leaf anatomy // Rev. Fac. sciens. Univ. Lisboa. 1969—1970. Vol. 16. N 1. P. 281—290.

Herrera-Arietta Y., Grant W. F. Anatomy of the *Muhlenbergia montana* complex (*Poaceae*) // Am. J. Bot. 1994. Vol. 81. N 8. P. 1038—1044.

Latowski K. Utilization of leaf epidermis in the diagnostics of critical taxa // Тр. Междунар. конф. анат. морфол. раст. СПб., 1997. С. 82.

Metcalfe C. R. Anatomy of the monocotyledons. I. *Gramineae*. Oxford, 1960. 731 p.

Rajbhandari K. R. Epidermal microstructures of the lemma and palea of *Poa* (*Gramineae*) // J. Phytogeogr. Taxon. 1990. Vol. 38. P. 69—77.

Rudnicka-Sterna W. Studia systematiczne nad morfologia i anatomia ziarnicow krajowych gatunkow rodzajn wiechlina — *Poa* L. // Monogr. Bot. 1972. Vol. 37. P. 51—136.

Vignal Ch. Contribution à l'étude histologique de *Parapholis incurva* (L.) C. E. Hubb., *Parapholis filliformis* (Roth.) C. E. Hubb., *Hainardia cylindrica* (Willd.) W. Greuter et *Psilurus incurvus* (Gouvan) Schinz et Thell. // Rev. Biol. Mediter. 1979. T. 6. N 1. P. 3—18.

SUMMARY

A comparative study of the epiderm of leaf blades and ligules, stems, floral glumes, as well as the arrangement of sclerenchyma at the cross-section of panicle was made in 23 species of Siberian *Poa*. Cross-sections of the leaf blades were studied in 34 species and subspecies. The obtained data suggest that at least every section demonstrates a certain set of anatomical and morphological characters; the better pronounced are morphological distinctions of species, the better defined are their anatomical distinctions. Closely related species are characterized by similar anatomical structure.

УДК 633.2 : 631.445.124 (470.22)

© Н. П. Ларионова,[1] И. М. Ермакова[2]

ДИНАМИКА ПОДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ЛУГОВЫХ ЗЛАКОВЫХ АГРОЦЕНОЗОВ НА ОСУШЕННОЙ ТОРФЯНОЙ ПОЧВЕ В ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

N.P. LARIONOVA, I.M. ERMAKOVA. DYNAMICS OF THE ROOT PHYTOMASS IN MEADOW GRASS AGROCOENOSES ON THE DRAINED PEAT SOIL IN THE SOUTHERN KARELIA

[1] Институт биологии Карельского научного центра РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (8142) 76-98-10
E-mail: larion@krc.karelia.ru
[2] Московский педагогический государственный университет (МПГУ)
129278 Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5, учебно-научный биологический центр
Тел. (095) 286-41-78

Поступила 11.07.2002
Окончательный вариант получен 20.02.2003

Изучено влияние антропогенного воздействия и фитоценотических условий на формирование корневой системы злаковых луговых агроценозов на торфяниках Южной Карелии. Показано, что основная масса корней (от 43.0 до 88.1 %) сосредоточена в дернине на глубине 0—6 см. Увеличение запаса подземной фитомассы наиболее интенсивно идет в первые годы жизни травостоя. Запас корней с возрастом травостоя и под влиянием минеральных удобрений увеличивается незначительно, что свидетельствует о достаточно интенсивной минерализации растительных остатков на сеяном лугу. Посевы травосмесей превосходят одновидовой посев по запасам подземной фитомассы. Умеренные дозы минеральных удобрений стимулируют рост подземной фитомассы. Влияние удобрений на запас корней увеличивается с возрастом травостоя. Окорененность средневозрастных и старых генеративных особей *Festuca pratensis* были максимальными в двухвидовой травосмеси на фоне $P_{90}K_{120}$ и $N_{45}P_{90}K_{120}$. Окорененность средневозрастных генеративных особей выше, чем старых генеративных и субсенильных.

Ключевые слова: луговые агроценозы, торфяная почва, корни, Карелия.

В условиях Карелии в сельскохозяйственный оборот широко вовлечены осушенные торфяники, которые чаще всего используются для создания сеяных лугов. Такие особенности торфяных почв, как слабая теплопроводность, высокая влагоемкость, специфический водно-воздушный и тепловой режимы (Царева, 1976), ограничивают ассортимент возделываемых на них культур. В Карелии основными культурами на осушенных почвах являются многолетние злаки: *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata* и др., так как они наиболее приспособлены к данным почвенно-климатическим условиям.

Продуктивность луговых агроценозов в значительной степени определяется развитием корневых систем сеяных трав. Многолетние луговые агроценозы образуют дернину — один из биогеохимических горизонтов, воздействуя на который человек изменяет условия произрастания луговых растений (Работнов, 1976).

Строение и пространственное расположение корневых систем луговых растений чрезвычайно разнообразны и определяются не только видовым составом растительного сообщества, типом почвы, ее обеспеченностью влагой и элементами питания, но и конкурентными отношениями между видами (Клапп, 1961; Тоомре, 1966; Зайкова, 1980). Исследования корневых систем растений на торфяных почвах малочисленны и выполнены в основном на территории Беларуси и Прибалтийских государств.

Образование и развитие корневых систем находится в тесной зависимости от надземных частей растений. Хотя небольшое количество воды может поглощаться и надземными частями растений, практически вся вода и все минеральные вещества поступают в организм высших растений через корневые системы (Слейчер, 1970).

Рост надземных органов и величина урожая зависят от развития и деятельности корней (Лапинскене, 1986; Байтулин, 1987). Через взаимодействие корневых систем проявляются также положительные или отрицательные отношения видов в фитоценозе. Имеются данные о детоксирующей функции корней (Курсанов, 1960).

На накопление подземной фитомассы большое влияние оказывают погодные условия разных лет и агротехника возделывания многолетних трав. В неблагоприятных условиях количество корней возрастает (Гуричева и др., 1975; Зайкова, 1978; Рахтеенко и др., 1982; Усманов, Мартынова, 1987). Внесение минеральных удобрений также вызывает более интенсивный рост подземной фитомассы (Сырокомская, 1960; Зайкова, Елисеева, 1978; Бутуханов, 1990; Козяр, 1990). Корневые системы в смешанных посевах развиваются более мощно, проникают глубже в почву и распределяются в ней равномернее, чем в одновидовых (Кауров и др., 1976). Значительные изменения происходят и от года к году (Работнов, 1974), причем с возрастом луга масса корней увеличивается (Матвеева и др., 1971). Многие исследователи (Игнатенко и др., 1968; Макаревич и др., 1968; Демин, 1970; Котелина, 1970; Козлова, 1976; Лапинскене, 1986; Дохунаев, 1988) отмечают, что основная масса корней сосредоточена в дернине, а с глубиной количество подземной фитомассы снижается. По мнению К. А. Куркина (1983), различная глубина размещения подземных органов в агроценозах является одним из факторов продуктивности.

Цель работы — изучить особенности формирования корневой системы у растений луговых агроценозов разного видового состава, распределение корней по профилю почвы, влияние минеральных удобрений на биомассу корней, а также влияние онтогенетического состояния на корневую систему *Festuca pratensis*.

Материал и методика

Наблюдения за развитием корневых систем у растений луговых агроценозов, образованных посевом многолетних злаков на осушенной торфяной почве, проводились на Корзинском научном стационаре Института биологии Карельского научного центра РАН (Южная Карелия) в течение 1975—1988 гг.

Объектами исследования служили: одновидовые посевы *Phleum pratense* и *Festuca pratensis*; двухвидовой посев (соотношение 1 : 1) из *Festuca pratensis* и *Phleum pratense* (простая травосмесь); сложная травосмесь, которая включала в себя (%): *Phleum pratense* (15), *Festuca pratensis* (10), *Dactylis glomerata* (10), *Alopecurus pratensis* (10), *Bromopsis inermis* (5), *Festuca rubra* (5), *Poa pratensis* (10), *Agrostis gigantea* (5), а также *Trifolium pratense* (25), *Trifolium repens* (5). Посев трав провели летом 1974 г. беспокровно. Использование травостоя двуукосное. Удобрения вносили в дозе $P_{60}K_{90}$ (с 10-го года $P_{90}K_{120}$), $N_{45}P_{60}K_{90}$ и $N_{90}P_{60}K_{90}$. Фосфорно-калийные удобрения и минеральный азот из расчета N_{45} вносили весной. Дополнительно N_{45} вносили после первого укоса.

Отбор образцов подземной фитомассы проводился в фазу начала цветения сеяных злаков. Для учета массы корней в почве использовался метод выемок почвенных монолитов с помощью бура. Определяли запасы подземной фитомассы в верхнем слое почвы с делением по слоям: 0—6, 6—15 и 15—30 см. Повторность четырехкратная. Предварительные наблюдения показали, что на торфяных почвах глубже подошвы пахотного горизонта (25—30 см) корневая система растений практически не проникает.

Почва участка осушенная, низинная, торфяная, длительно окультуриваемая. Мощность торфяной залежи 2.5 м. В пахотном слое почвы содержание P_2O_5 составляет 2.2 мг/см,^{3} K_2O — 8.0 мг/см,^{3} pH солевой 4.8, гидролитическая кислотность — 6.2 мг-экв. на 1 см^3 почвы.

Влияние онтогенетического развития на формирование корневой системы *Festuca pratensis* изучалось в посевах 15-го года жизни: в одновидовом посеве *F. pratensis*, простой и сложной травосмесях. В каждом варианте опыта закладывали 10—20 площадок (0.5 × 0.5 м). Растения *F. pratensis* выкапывали и определяли их возрастное состояние по ранее описанным признакам (Ермакова, 1976). У особи подсчитывали корни: белые — молодые (однолетние), темные — старые (3—4-летние) и серые — 2-летние (Михайловская, 1965 по: Ермакова, Козлов, 1992). Названия растений приводятся по М. Л. Раменской и В. Н. Андреевой (1982).

Результаты и обсуждение

Изучение погодичной динамики подземной фитомассы агроценозов разного видового состава, учитываемой в середине вегетационного сезона, показало, что количество корней менялось от года к году. Минимальный запас подземных органов был на 2-й год жизни трав, причем биомасса корней увеличивалась при усложнении видового состава травостоя. На 3-й год жизни количество подземной фитомассы возросло во всех вариантах опыта. Начиная с 4-го года жизни прослеживается зависимость запасов корней от состава травостоя: в одновидовом посеве *Phleum pratense* в каждом варианте опыта запасы подземной фитомассы мало различаются по годам жизни. В двухвидовой травосмеси наблюдается увеличение запасов корней к 5-му году жизни. В дальнейшем, к 9-му году, происходит снижение запасов подземной фитомассы за счет минерализации органических остатков. В сложной травосмеси происходит увеличение запасов корней к 9-му году жизни во всех вариантах (табл. 1).

Анализируя динамику запасов подземной фитомассы в зависимости от видового состава агроценозов, необходимо отметить, что на практике создать луговой агроценоз заданного видового состава практически невозможно. Уже в первые годы жизни происходит внедрение в травостой несеяных видов. Это объясняется наличием микропонижений на поверхности почвы, большей приспособленностью аборигенных видов к изменяющимся условиям среды, чем культурных, биологическими особенностями сеяных видов.

В наших опытах в первые годы жизни трав видовой состав агроценозов остается близким к заданной величине (табл. 2). Состав одновидового посева подвержен изменению в большей мере, чем травосмесей. *Phleum pratense* вначале устойчиво удерживается в своем посеве, однако на 5-й год жизни ее участие в травостое снижается. Основную массу внедрившихся видов на фоне фосфорно-калийных удобрений составляет *Festuca pratensis* (10.9) и *F. rubra* (9.4 %), а при внесении полного минерального удобрения — *F. pratensis* (8.4) и *Elytrigia repens* (3.9 %). На 9-й год жизни основную массу внедрившихся видов составляет *E. repens* и *Taraxacum officinale* s. l. (соответственно 15.5 и 23.8 % на фоне PK и 37.8 и 5.1 % на фоне NPK).

В двухвидовой травосмеси в течение 5 лет жизни сеяные виды составляют основу травостоя, причем с увеличением возраста агроценозов изменяется соотношение сеяных видов в пользу *Festuca pratensis*. На 9-й год жизни в травостое преобладают сеяные виды. Основная масса внедрившихся трав представлена *Elytrigia repens* и *Та-*

ТАБЛИЦА 1

Влияние состава травостоя и удобрений на запас подземной фитомассы (начало цветения доминантов), г/м^2 возд.-сух. вещества

Посевы	Дозы азота (кг) по фону $P_{60}K_{90}$	Годы жизни трав				
		2	3	4	5	9
Phleum pratense	0	208±12	383±79	439±107	403±69	405±81
	45	214±14	222±22	393±102	330±47	342±83
	90	—	393±94	305±40	348±25	476±71
Простая травосмесь	Без удобрений	—	—	—	295±27	264±47
	0	248±38	276±14	450±87	503±25	416±80
	45	258±44	291±73	323±84	605±111	402±84
	90	—	273±86	404±128	517±58	506±80
Сложная травосмесь	Без удобрений	—	—	—	288±60	259±83
	0	243±49	465±30	338±60	433±83	603±87
	45	286±54	485±45	472±128	376±80	468±77
	90	—	496±65	344±95	302±41	532±78

ТАБЛИЦА 2

Содержание сеяных видов, % от общей массы

Посевы	Дозы азота (кг) по фону $P_{60}K_{90}$	Годы жизни трав				
		2	3	4	5	9
Phleum pratense	0	98.9	87.8	92.1	74.4	51.9
	45	99.6	97.2	96.4	85.6	41.6
	90	99.9	96.4	89.3	84.8	40.8
Простая травосмесь	Без удобрений	80.9	68.9	61.9	30.0	6.1
	0	98.7	97.4	97.8	93.1	78.7
	45	99.2	97.7	97.3	95.3	70.2
	90	98.9	98.3	99.2	99.8	70.5
Сложная травосмесь	Без удобрений	98.1	97.3	97.0	91.5	68.4
	0	99.0	99.1	100	100	88.7
	45	99.9	99.9	100	95.6	89.4
	90	98.8	100	100	100	89.6

raxacum officinale (соответственно 11.8 и 9.1 % на фоне PK и 11.2 и 18.2 % на фоне NPK).

Видовой состав сложной травосмеси в первые годы жизни близок к заданной величине. Начиная с 3-го года в сложной травосмеси происходит изменение заданного соотношения сеяных видов, и к 9-му году на безазотном фоне усиливается роль *Festuca rubra* (27.7), *Alopecurus pratensis* (19.0) и в меньшей мере — *Festuca pratensis* (6.3 %). *Phleum pratense* составляет 33.3 %. Внедрившиеся виды в основном представлены *Deschampsia cespitosa* (5.1), *Elytrigia repens* (1.2) и *Taraxacum officinale* (4.3 %). В вариантах с внесением полного минерального удобрения на 9-й год жизни основу травостоя составляют *Phleum pratense* (25.2), *Festuca pratensis* (23.7) и *Dactylis glomerata* (25.0 %). В значительно меньшем количестве сохранились *Alopecurus pratensis* (6.6), *Bromopsis inermis* (3.8) и *Festuca rubra* (5.3 %). Внедрившиеся виды представлены в основном *Elytrigia repens* (2.8) и *Taraxacum officinale* (4.7 %). Клевера практически выпадают из состава травостоя уже после первой перезимовки.

Нами проведен корреляционный анализ влияния состава травостоя на запасы подземной фитомассы. Сравнивали биомассу корней и содержание сеяных видов в агроценозах по годам жизни. Корреляционный анализ подтвердил влияние состава травостоя на массу подземных органов, причем наиболее тесная связь факторов проявляется на 9-й год жизни ($R = 0.96$).

Большое влияние на формирование подземной фитомассы оказали удобрения. Самое низкое содержание корней было на контрольных вариантах без удобрений. Внесение фосфорно-калийных удобрений увеличивает их содержание на 152—208 кг/м^2 в простой травосмеси и на 145—344 кг/м^2 — в сложной. Влияние полного минерального удобрения (NPK) также усиливает рост корней, причем оно проявляется по-разному в зависимости от возраста агроценозов. Так, на 2-й год жизни внесение N_{45} по сравнению с фоном $P_{60}K_{90}$ привело к увеличению биомассы корней в посеве *Phleum pratense* на 6 кг/м,^{2} в простой травосмеси — на 10 кг/м,^{2} а в сложной — на 43 кг/м.^{2} В среднем за 4 года наблюдений в посеве *Phleum pratense* масса подземных органов была самой высокой в варианте с фосфорно-калийными удобрениями, а в травосмесях — на фоне $N_{45}P_{60}K_{90}$. Внесение дополнительной дозы N_{45} несколько снижало запасы корней.

С увеличением возраста травостоя на 9-й год жизни трав соотношение корневой массы по вариантам опыта несколько различалось. В одновидовом посеве *Phleum pratense* и простой травосмеси увеличилась масса корней в вариантах $N_{90}P_{60}K_{90}$ по сравнению с $P_{60}K_{90}$, а в сложной травосмеси по-прежнему запасы корней выше в варианте без азотного удобрения.

Корреляционный анализ показал, что влияние минеральных удобрений на корневую систему проявляется с увеличением возраста агроценозов: на 5-й год жизни R = 0.77—0.87; на 9-й — R = 0.95—0.96.

Характер размещений подземной фитомассы по глубине почвы имеет большое значение в процессе питания растений. На осушенных землях корневые системы многолетних трав отрастают вслед за снижением уровня почвенно-грунтовых вод. Изучение развития корней сеяных трав радиоиндикаторным методом показало, что наиболее активная часть корней на торфянике сосредоточена в слое 0—30 см (Томин, Чепурнов, 1975). Локализацию корней в верхних слоях почвы М. С. Шалыт (1950) объясняет более высоким ее плодородием, Н. З. Станков (1964) — хорошей аэрацией и меньшим содержанием углекислого газа. На осушенных торфяниках это может быть связано также с низкими температурами почвы, неблагоприятными водным режимом и газовым составом почвенного воздуха (Синькевич, 1985).

Наши исследования показали, что максимальная подземная фитомасса сосредоточена в верхнем, дерновом горизонте почвы. Так, на 3—6-й годы жизни в одновидовом посеве *Phleum pratense* в слое почвы 0—6 см находится 59.4—85.6 % подземной фитомассы, в простой травосмеси — 43.0—85.0 %, в сложной травосмеси, состоящей из верховых и низовых злаков, — 62.1—88.1 %. С увеличением возраста травостоя и при внесении азотного удобрения количество корней в верхнем слое почвы увеличивается (рис. 1—3).

В этом же опыте в одновидовом посеве *Festuca pratensis*, простой и сложной травосмесях на 15-й год жизни трав было изучено развитие корневых систем *F. pratensis* в зависимости от возрастного состояния, уровня минерального питания и состава травостоя (в тех вариантах, где она сохранилась). Как показали исследования, в изученных фитоценозах соотношение возрастных групп ценопопуляций (ЦП) *F. pratensis* было чрезвычайно сходно. В сохранившихся ЦП преобладали старые генеративные растения, почти повсюду были субсенильные, занимающие, как правило, второе место в ЦП. Сенильные растения найдены только в сложной смеси на фоне $P_{60}K_{90}$ и в чистом посеве на фоне $P_{60}K_{90}$. Средневозрастные генеративные особи сохранились лишь в некоторых вариантах. Все ЦП — стареющие.

Была изучена окорененность побега и особи *F. pratensis*. Аналогичная работа ранее проведена в естественных ценозах поймы р. Угры (Ермакова, 1972) при средней интенсивности использования и в пойме р. Оки при высокой интенсивности использования (Ермакова, Жукова, 1985).

В условиях Карелии особи *F. pratensis* значительно различались по числу корней. Наибольшие средние значения числа корней отмечены у средневозрастных генеративных растений в простой смеси при $N_{45}P_{90}K_{120}$ и в сложной травосмеси при $N_{90}P_{90}K_{120}$, у старых генеративных особей — в простой травосмеси при $N_{45}P_{90}K_{120}$. Субсенильные особи имели наибольшую окорененность в простой смеси на фоне $N_{90}P_{90}K_{120}$, наименьшую — в сложной при $P_{90}K_{120}$. Окорененность субсенильных особей значительно ниже генеративных (рис. 4).

Окорененности особей и отдельных побегов у *F. pratensis* не совпадают. Наибольшей окорененностью побегов отличаются старые генеративные особи в одновидовом посеве и в сложной травосмеси, при $P_{90}K_{120}$ (13 и 9 корней на побег соответственно). В других вариантах опыта число корней у особей этого возрастного состояния несколько меньше, от 5 до 7. У средневозрастных генеративных растений по сравнению со старыми генеративными более низкое число корней на побег — 5—7 в разных вариантах.

У субсенильных растений на фоне низкого числа корней в особи отмечена сравнительно высокая окорененность отдельных побегов, особенно в чистом посеве, на фоне $P_{90}K_{120}$ и в простой травосмеси в вариантах с внесением полного минерального удобрения (рис. 5).

Во всех вариантах опыта большинство корней темные (старые). В простой смеси на фоне $P_{90}K_{120}$, $N_{90}P_{90}K_{120}$ и в сложной травосмеси на фоне $P_{90}K_{120}$ у старых генеративных особей однолетних корней больше, чем двулетних, в остальных вариантах наоборот (рис. 4).

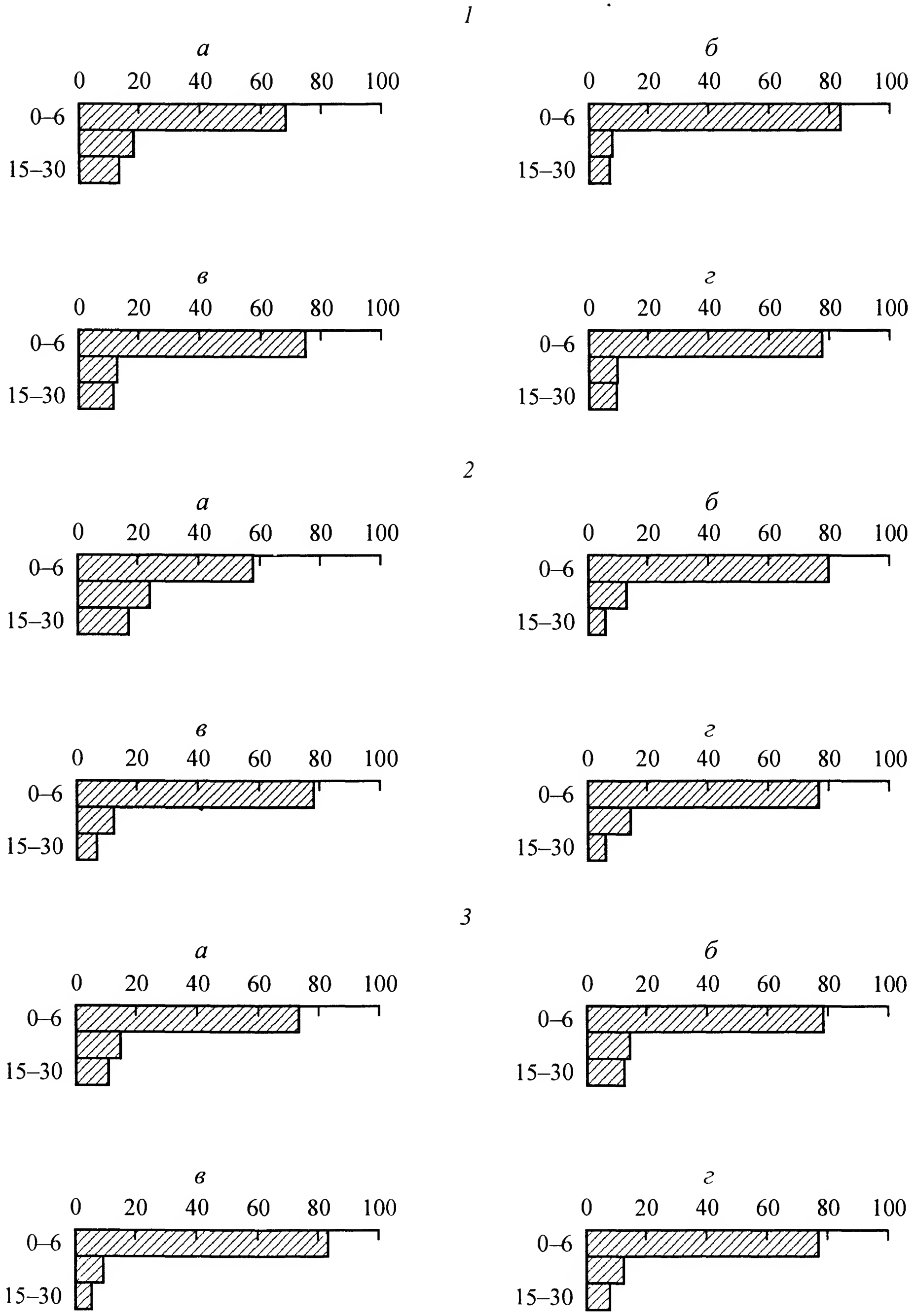


Рис. 1. Вертикальная структура подземной фитомассы посевов *Phleum pratense*.

1 — $P_{60}K_{90}$, *2* — $N_{45}P_{60}K_{90}$, *3* — $N_{90}P_{60}K_{90}$. *а* — 3-й, *б* — 4-й, *в* — 5-й, *г* — 9-й годы жизни. По оси абсцисс — запасы подземной фитомассы, %; по оси ординат — горизонты, см.

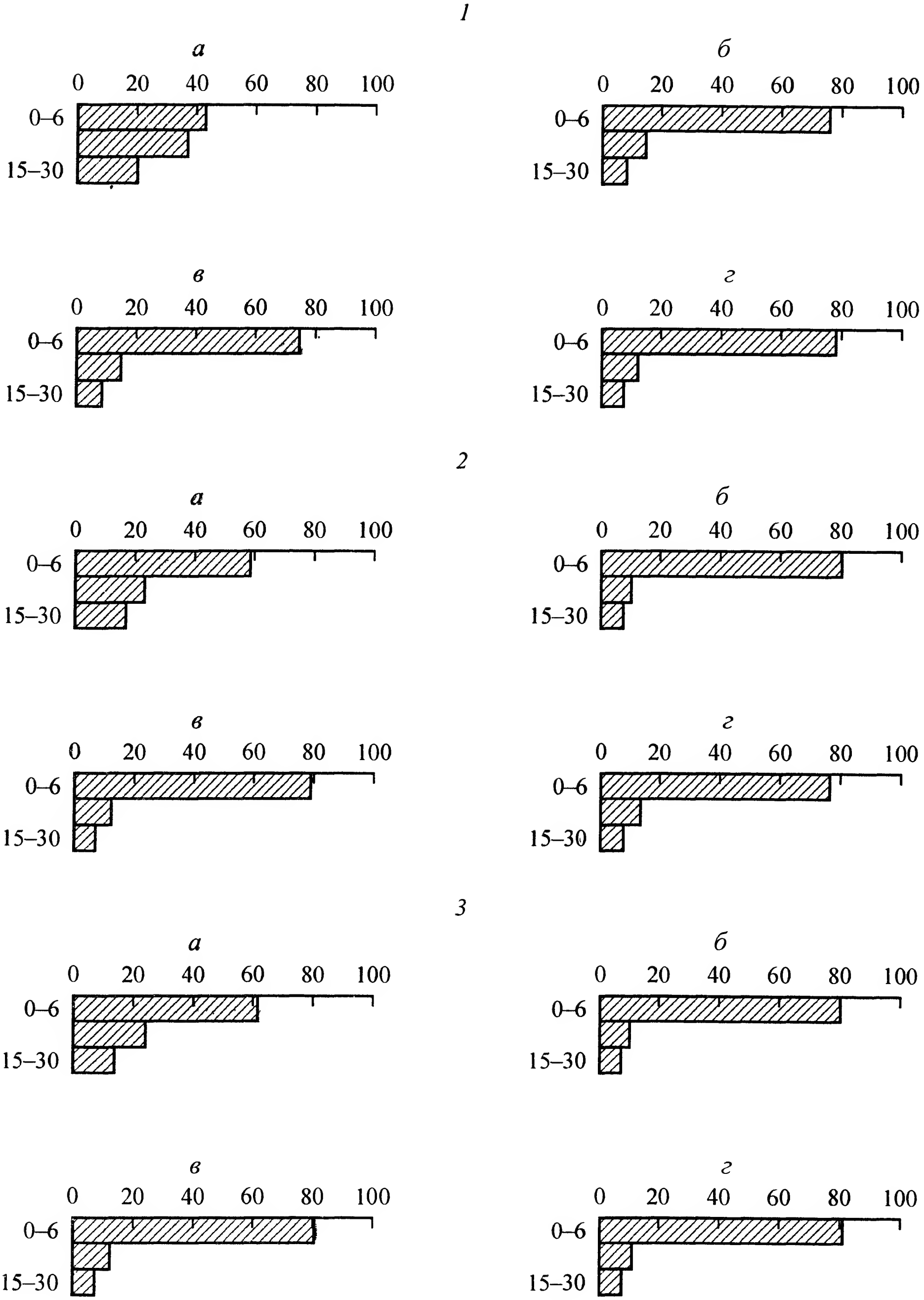


Рис. 2. Вертикальная структура подземной фитомассы посевов простой травосмеси.

1 — $P_{60}K_{90}$, *2* — $N_{45}P_{60}K_{90}$, *3* — $N_{90}P_{60}K_{90}$. *а* — 3-й, *б* — 4-й, *в* — 5-й, *г* — 9-й годы жизни. По оси абсцисс — запасы подземной фитомассы, %; по оси ординат — горизонты, см.

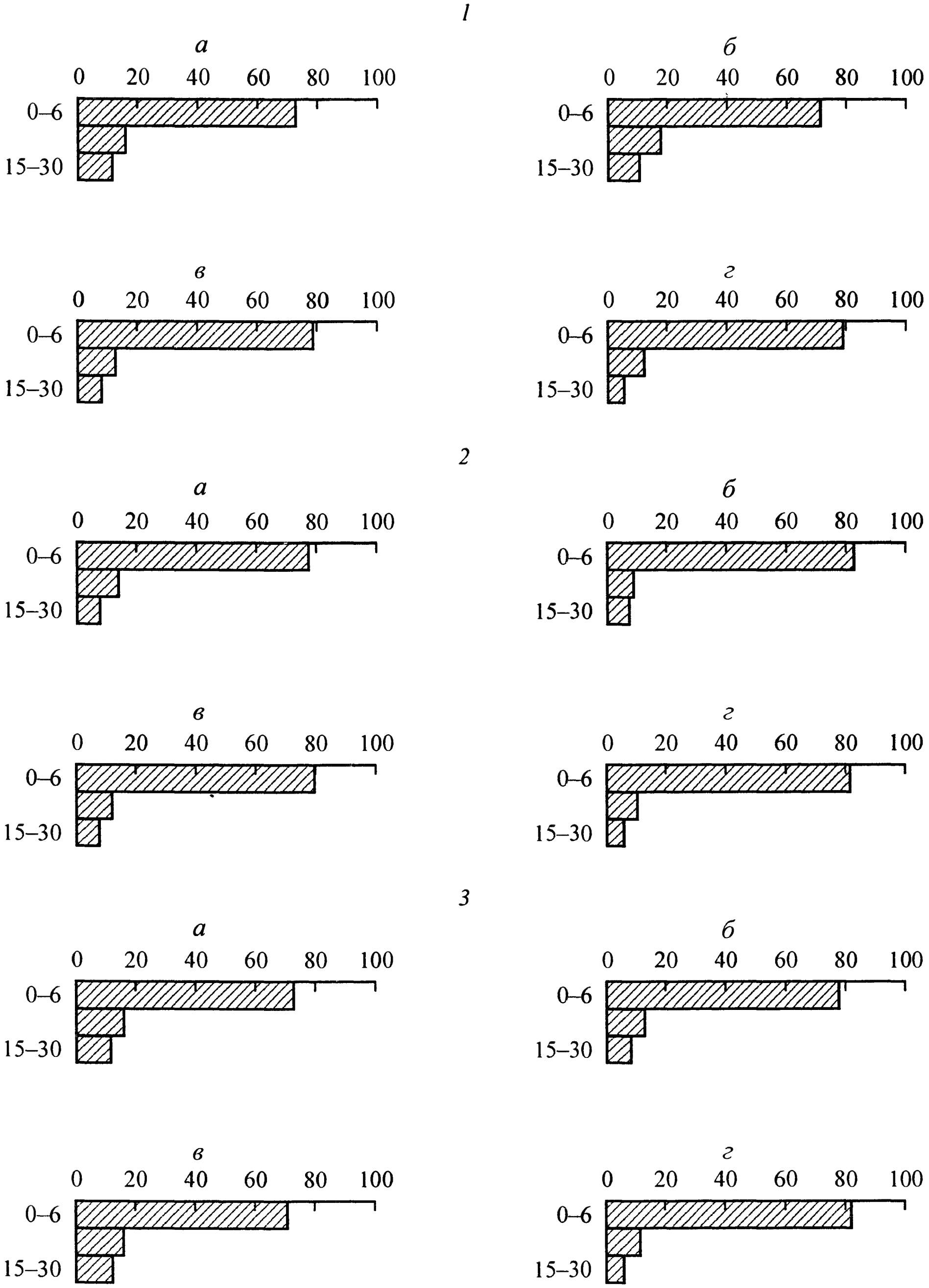


Рис. 3. Вертикальная структура подземной фитомассы посевов сложной травосмеси.

1 — $P_{60}K_{90}$, *2* — $N_{45}P_{60}K_{90}$, *3* — $N_{90}P_{60}K_{90}$. *а* — 3-й, *б* — 4-й, *в* — 5-й, *г* — 9-й годы жизни. По оси абсцисс — запасы подземной фитомассы, %; по оси ординат — горизонты, см.

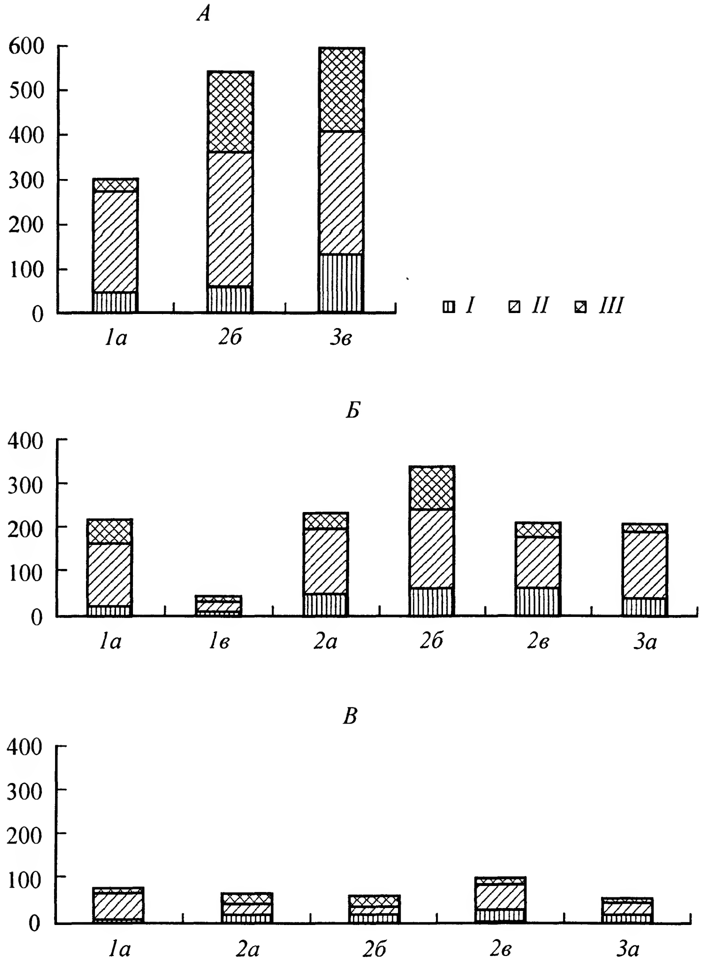


Рис. 4. Влияние ценотических условий и минеральных удобрений на корневую систему *Festuca pratensis*, среднее число корней на 1 особь.

А — средневозрастные генеративные растения, *Б* — старые генеративные растения, *В* — субсенильные растения. *1* — одновидовой посев, *2* — простая травосмесь, *3* — сложная травосмесь. *а* — $P_{90}K_{120}$, *б* — $N_{45}P_{90}K_{120}$, *в* — $N_{90}P_{90}K_{120}$. *I* — белые корни, *II* — темные, *III* — серые.

Сходная окорененность побега у *Festuca pratensis* (9 из 13 корней) на 3-й и 4-й годы интенсивного пользования была и на пойменных лугах р. Оки, в то время как на контроле она значительно выше (19 корней). В пойме р. Угры на сенокосах окорененность старой генеративной особи в среднем 9—13, на сенокосно-пастбищных угодьях — 30, на пастбищах — 35 корней. Окорененность побега менялась в зависимости от порядка и возраста побега и варьировала в среднем от 4 у побегов 1-го года жизни до 30 у побегов 3-го года, в дальнейшем она снижалась. Соотношение корней по возрасту зависело от возраста побега: у молодых побегов в основном молодые корни, у старых — старые.

На Корзинской низине у *F. pratensis* среди вегетативных побегов преобладают молодые, не имеющие еще корней или имеющие малое их число. Подробно структура побегов и корней на побегах разного возраста не изучались. Преобладание старых корней косвенно свидетельствует о том, что у особи есть многолетние побеги и много пеньков (ризоидов) от отмерших побегов с темными корнями. Самые крупные старые генеративные растения *F. pratensis* обнаружены в простой травосмеси с *Phleum pratense*. У них было самое высокое число корней в простой смеси на фоне $N_{45}P_{90}K_{120}$.

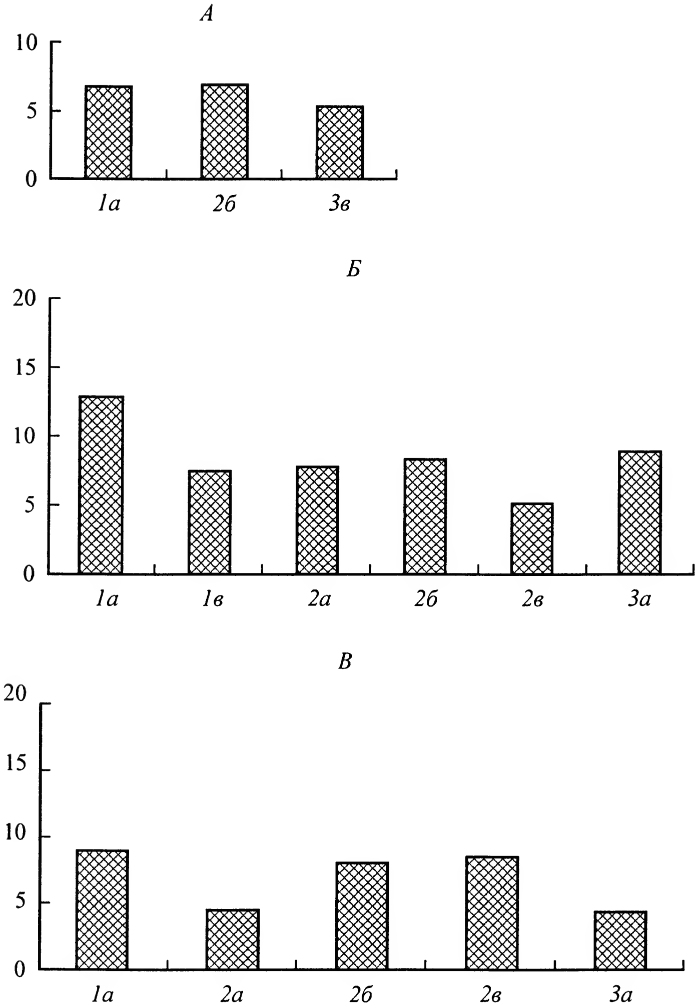


Рис. 5. Влияние ценотических условий и минеральных удобрений на корневую систему *Festuca pratensis*, среднее число корней на 1 побег.

А — средневозрастные генеративные растения, *Б* — старые генеративные растения, *В* — субсенильные растения. *1* — одновидовой посев, *2* — простая травосмесь, *3* — сложная травосмесь. *а* — $P_{90}K_{120}$, *б* — $N_{45}P_{90}K_{120}$, *в* — $N_{90}P_{90}K_{120}$.

Выводы

1. В луговых агроценозах растения развивают мощную корневую систему. Основная масса корней (от 43.0 до 88.1 %) сосредоточена в дернине на глубине 0—6 см.

2. Нарастание запаса подземной фитомассы наиболее интенсивно идет в первые годы жизни травостоя. Затем этот процесс замедляется. Запас корней с возрастом травостоя и под влиянием минеральных удобрений увеличивается незначительно, что свидетельствует о достаточно интенсивной минерализации растительных остатков на сеяном лугу.

3. Посевы травосмесей превосходят одновидовой посев по запасам подземной фитомассы. В травосмесях 9-го года жизни наблюдается тесная корреляционная зависимость биомассы корней и состава травостоя (R = 0.90—0.96).

4. Умеренные дозы минеральных удобрений стимулируют рост подземной фитомассы. Влияние удобрений на запас корней увеличивается с возрастом травостоя.

5. Во всех вариантах большинство корней у *Festuca pratensis* темные (старые). В простой смеси на фоне $P_{90}K_{120}$, $N_{90}P_{90}K_{120}$ и в сложной травосмеси на фоне $P_{90}K_{120}$ однолетних корней больше, чем двулетних, в остальных вариантах наоборот.

6. Окорененность средневозрастных и старых генеративных особей *F. pratensis* были максимальными в простой травосмеси на фоне $P_{90}K_{120}$ и $N_{45}P_{90}K_{120}$. Окорененность средневозрастных генеративных особей выше, чем старых генеративных и субсенильных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байтулин И. О. Строение и работа корневой системы растений. Алма-Ата, 1987. 312 с.

Бутуханов А. Б. Формирование подземной массы естественного травостоя в зависимости от внесения макро- и микроудобрений // Науч.-технич. бюл. ВАСХНИЛ СО Сиб. НИИкормов. 1990. № 1. С. 39—44.

Гуричева Н. М., Демина О. М., Козлова Г. И. и др. Продуктивность луговых сообществ // Ресурсы биосферы. Л., 1975. Вып. 1. С. 96—127.

Демин А. П. Подземная масса луговой растительности поймы р. Оки и воздействие на нее удобрений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 6. С. 79—85.

Дохунаев В. Н. Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии. Якутск, 1988. 176 с.

Ермакова И. М. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций луговой овсяницы (*Festuca pratensis* Huds). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1972. 15 с.

Ермакова И. М. Овсяница луговая // Биологическая флора Московской обл. М., 1976. Т. 3. С. 105—118.

Ермакова И. М., Жукова Л. А. Два типа функционирования (ежи сборной и овсяницы луговой) в луговых агроценозах // Динамика ценопопуляций растений. М., 1985. С. 110—126.

Ермакова И. М., Козлов Л. Г. Динамика возрастного состава ценопопуляций овсяницы луговой на лугах длительного пользования // Эколого-биологические основы формирования луговых фитоценозов на мелиорированных землях Севера. Петрозаводск, 1992. С. 44—67.

Зайкова В. А. Продукция фитомассы луговых сообществ в различных экологических условиях // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 1. С. 59—64.

Зайкова В. А. Динамика луговых сообществ. Л., 1980. 218 с.

Зайкова В. А., Елисеева Т. С. Структура фитомассы сеяных лугов // Структура и динамика биогеоценозов сеяных лугов на мелиорированных торфяных почвах. Петрозаводск, 1978. С. 66—99.

Игнатенко И. В., Кириллова В. П., Понятовская В. М. Динамика фитомассы мелкозлаково-разнотравного сообщества // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л., 1968. С. 73—78.

Кауров И. А., Минько И. Ф., Будкевич Т. А. Взаимоотношение растений в агроценозах // Эколого-физиологические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Минск, 1976. С. 132—142.

Клапп Э. Сенокосы и пастбища. М., 1961. 613 с.

Козлова Г. И. Надземная и подземная фитомасса лисохвостных лугов в низовьях р. Вытегры в связи с изменением экологических условий среды в разные годы // Вестн. ЛГУ. 1976. № 24. С. 91—105.

Козяр А. М. Формирование корневой системы орошаемыми травосмесями в зависимости от их состава и уровня минерального питания // Интенсив. технол. выращивания кормовых культур. Киев, 1990. С. 54—60.

Котелина Н. С. Биологическая продуктивность лугов лесотундры // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 20—25.

Куркин К. А. Системное конструирование луговых травосмесей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 3—14.

Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растениях. М., 1960. 44 с.

Лапинскене Н. А. Подземная часть травянистых растений и фитоценозов в Литовской ССР. Вильнюс, 1986. 176 с.

Макаревич В. Н., Джалилова А. О., Игнатенко И. В. и др. Экспериментальное изучение реакций лугового сообщества на различные формы внешних воздействий // Проблемы ботаники. 1968. Т. 10. С. 193—213.

Матвеева Е. П., Понятовская В. М., Сырокомская И. В. Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л., 1971. С. 78—81.

Работнов Т. А. Луговедение. М., 1974. 384 с.

Работнов Т. А. Современное состояние изученности луговых биоценозов в СССР // Современное состояние и перспективы развития биогеоценологических исследований. Петрозаводск, 1976. С. 46—62.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.

Рахтеенко И. Н., Якушев Б. И., Мартинович Б. С. и др. Регулирование роста, развития и питания растений в фитоценозах. Минск, 1982. 229 с.

Синькевич Е. И. Пути регулирования плодородия освоенных торфяных почв европейского Севера. Л., 1985. 287 с.

Слейчер Р. Водный режим растений. М., 1970. 365 с.

Станков Н. З. Корневая система полевых культур. М., 1964. 280 с.

Сырокомская И. В. Изменение видового состава структуры и урожая разнотравно-мелкозлаковых лугов Ленинградской области под влиянием погодных условий и мер поверхностного улучшения // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1960. Вып. 12. С. 99—127.

Томин Ю. А., Чепурнов А. Т. Изучение развития корней сельскохозяйственных культур на торфянике радиоиндикаторным методом: Мелиорация в действии. Рязань, 1975. С. 107—110.

Тоомре Р. И. Долголетние культурные пастбища. М., 1966. 400 с.

Усманов И. Ю., Мартынова А. В. Физиологический анализ внутрипопуляционной гетерогенности у растений с разными типами стратегий (RS-анализ) // Проблемы теоретической и экспериментальной фитоценологии. Уфа, 1987. С. 156—176.

Царева Р. И. Химизм торфяной почвы и рост растений. Минск, 1976. 192 с.

Шалыт М. С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 205—433.

SUMMARY

The forming of root systems in meadow agrocoenoses on a drained peat soil in the Southern Karelia was studied. It is shown that about 88 % of root mass was concentrated in turf, on the depth 0—6 cm. The most intensive growth of root systems takes place in the first years of the life of agrocoenoses. The weight of roots is higher in polydominant communities, than in the agrocoenoses sowed by a single herbaceous species. Moderate doses of mineral fertilizer stimulate the growth of roots. The influence of fertilizers on the mass of roots increases with the age. The roots of 3—4 year predominate in the structure of root system of *Festuca pratensis*. The quantity of roots of *F. pratensis* was maximal in the two-species mixtures of *F. pratensis* and *Phleum pratense*.

УДК 576.316.7 : 582.893(571.6)

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 11

© **М. А. Плиско**

СТРОЕНИЕ ПЛОДА И СЕМЕНИ У ДВУХ ВИДОВ РОДА *CYPHIA* (*CYPHIACEAE*)

M. A. PLISKO. FRUIT AND SEED STRUCTURE OF TWO SPECIES OF THE GENUS *CYPHIA* (*CYPHIACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 01.04.2003
Окончательный вариант получен 22.05.2003

Приведены результаты морфолого-анатомического исследования плода и семени у *Cyphia bulbosa* и *Cyphia sylvatica* (*Cyphiaceae*). Выявлены особенности строения перикарпия, определяющие прочность плода и объясняющие механизм его вскрывания. Семенная кожура трехслойная, по-видимому тестальная, различается у 2 видов строением экзотесты — она нерельефная, нежносетчатая у *C. bulbosa* и рельефная, грубо-ячеистая у *C. sylvatica*.

Ключевые слова: плод, перикарпий, склеренхима, семя, теста, *Cyphia*, *Cyphiaceae*.

Сем. *Cyphiaceae*, входящее в порядок *Campanulales*, распространено в южной и тропической Африке; семейство монотипное, представленное родом *Cyphia* (60 видов) (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997). Немногочисленные исследования, посвященные изучению морфологии цветка, завязи и зрелого плода у представителей этого рода (De Candolle, 1839; Baillon, 1882; Schöhland, 1890, 1894; Marloth, 1932; Thulin, 1978; Тахтаджян, 1981; Bamps, Malaisse, 1986), показали, что плод формируется на основе ценокарпного гинецея, состоящего из 2 плодолистиков. Завязь от полунижней до полуверхней, 2-гнездная; в каждом гнезде развиваются многочисленные семязачатки. Плоды многосемянные локулицидно-септицидные коробочки, вскрывающиеся двумя, разделенными надвое, створками. Чашечка остается при плодах. Изучение морфологии семян выявило различия в их строении между видами и позволило разделить виды *Cyphia* на 2 группы по форме семян, наличию или отсутствию крыла, рельефу поверхности (Thulin, 1978). Одну группу составляют семена овальной формы, уплощенные в дорсивентральном направлении, снабженные широким крылом, и с нерельефной поверхностью; другую — семена широкоовальной, угловатой формы, без крыла и с грубо-ямчатой поверхностью. Обнаружены также и промежуточные формы.

Данные об анатомическом строении плода и семени рода *Cyphia* отсутствуют. Цель настоящего исследования — восполнить этот пробел.

Материал и методика

Плоды и семена были получены из Ботанического музея Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург). Исследованы гербарные образцы зрелых плодов и семян *Cyphia bulbosa* Berg. и *C. sylvatica* Eckl. et Zeyh. Исследование проводили по общепринятой для световой микроскопии методике с помощью микроскопов Cytaval и Amplival.

Результаты и обсуждение

Плоды *Cyphia bulbosa* и *C. sylvatica* — коробочки (рис. 1, *1*; 3, *1*), вскрывающиеся как локулицидно, так и септицидно двумя разделенными надвое створками, т. е. 4 полустворками; при плоде сохраняется чашечка, которая с ним срастается. Она окружает основание плода до его середины. Чашечка полусферическая, с 5 зубцами, гладкая, с 10 рельефными, часто анастомозирующими между собой жилками, из них 5 продолжаются в зубцы.

У *C. bulbosa* плод 7.5—8.5 мм дл., 3.5—4.0 мм в диам., слегка уплощенно яйцевидный, заостренный на апикальном конце, гладкий, светло-коричневый; у изученных нами образцов вскрывание на полустворки ограничено только апикальной частью плода (рис. 1, *1—4*). Перикарпий створок твердый, многослойный (рис. 1, *5*, *6*). Его наружный слой, по-видимому, экзокарпий, представлен клетками, имеющими таблитчатую форму; стенки клеток тонкие, за исключением наружной периклинальной стенки, которая утолщена; радиальные стенки извилистые. Срединная часть перикарпия, по-видимому, мезокарпий, образована 2 типами тканей: наружная — 2—3 слоями недифференцированных тонкостенных, таблитчатой формы клеток; внутренняя — многослойной склеренхимой, придающей плоду твердость. Основная часть клеток склеренхимы ориентирована поперек продольной оси плода. Края полустворок образованы значительными группами склереид, ориентированными продольно, по этим группам и происходит растрескивание на полустворки. Небольшие группы (из 5—7 клеток) таких же продольно ориентированных склереид иногда встречаются в середине полустворок. Такое строение экзокарпия и мезокарпия наблюдается вдоль всей створки. Внутренняя часть перикарпия, по-видимому, эндокарпий, представлена крупными, тонкостенными клетками, образующими рыхлую, но достаточно прочную, белого цвета ткань, которая заполняет почти всю внутреннюю часть створки (рис. 1, *2—4*).

В каждом из двух гнезд *C. bulbosa* на осевой плаценте образуются от 2 до 7 семян (рис. 1, *2—4*). Они мелкие (2.0—2.2 мм дл., 1.5—1.7 мм шир.), светло-коричневого цвета, от клиновидной, сжатой с боков формы (рис. 2, *1а—1в*), до ладьевидной, сплюснутой в дорсивентральном направлении (рис. 2, *2а—3б*). С адаксиальной стороны семя выпуклое (от вытянутой до овальной формы), бугристо-ребристое (рис. 2, *1а*, *2а*, *3а*); с абаксиальной — 2—3-гранное (рис. 2, *1б*, *1в*, *2б*, *3б*); поверхность семян нерельефная, нежносетчатая. Семена имеют узкую, не всегда заметную окантовку; она хорошо выражена вокруг апикальной и базальной частей семени и хуже по бокам, где иногда прерывается (рис. 2, *1а*, *1б*, *2а—5*). Рубчик не выявляется. После намокания семени ребра на его абаксиальной стороне теряют угловатость и становятся более плавными, лучше заметна окантовка (рис. 2, *3а*, *3б*).

Семенная кожура *C. bulbosa* 3-слойная, видимо тестальная; механический слой представлен эндотестой; в окраине и ребрах на абаксиальной стороне число слоев се-

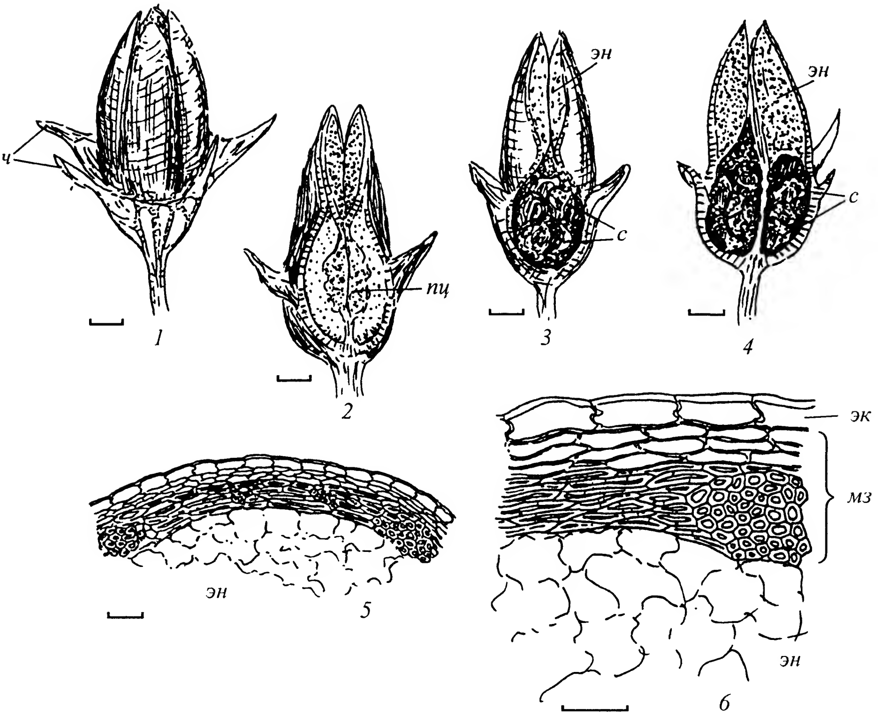


Рис. 1. Строение плода и перикарпия *Cyphia bulbosa*.

1 — общий вид вскрывающегося плода в чашечке, *2* — продольный разрез плода, перегородка с плацентой, *3* — половина этого плода, гнезда с семенами, *4* — продольный разрез плода через оба гнезда, *5* — поперечный срез перикарпия полустворки, *6* — фрагмент перикарпия при большем увеличении. *мз* — мезокарпий, *пц* — плацента, *с* — семя, *ч* — чашечка, *эк* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий. Масштабная линейка: *1—4* — 0.1 см; *5*, *6* — 0.02 мм.

менной кожуры увеличивается за счет клеток мезотесты (рис. 2, *4—8*). Экзотеста образована крупными, плоскими клетками (с поверхности полигональной формы, без межклетников); стенки тонкие, наружная периклинальная стенка покрыта едва заметной кутикулой; радиальные стенки расходятся по срединной пластинке. Полость клеток прозрачная, с редкими крупными каплями масла и мелкими, беспорядочно расположенными, темными включениями, вероятно танинами. Мезотеста состоит из крупных плоских, тонкостенных, часто с нечетко различимыми оболочками, клеток. Стенки образуют длинные, иногда ветвистые, тонкие выросты, вдающиеся в прозрачную полость. Внутренний эндотестальный слой семенной кожуры состоит из более мелких клеток, в плане полигональной формы, без межклетников; клетки содержат танины, которые представлены крупными удлиненными или округлыми, иногда лопастными образованиями, обычно заполняющими центр клетки (рис. 2, *6—8*). Танины также пропитывают тонкие стенки. Окраина семени сформирована смятыми клетками мезотесты, которая участвует и в образовании ребер (рис. 2, *4, 5*). Экзотеста, покрывающая снаружи окраину и ребра, и эндотеста, подстилающая их изнутри, такие же, как и в остальной части семени.

У *C. sylvatica* плод 5.0 мм дл., 5.0 мм в диам., шаровидный, гладкий, коричневого цвета; вскрывание на полустворки происходит до середины плода, окруженного чашечкой (рис. 3, *1*). Перикарпий створки очень толстый и твердый.

Определить число семян в гнезде у *C. sylvatica* не удалось из-за того, что в нашем распоряжении была 1 пустая коробочка и высыпавшиеся из нее семена. Семена мелкие, 1.5—2.7 мм дл., 1—1.5 мм шир., темно-коричневого цвета, по форме от вытянутых, беспорядочно ребристых, до грубошаровидно-овальных, многогранных

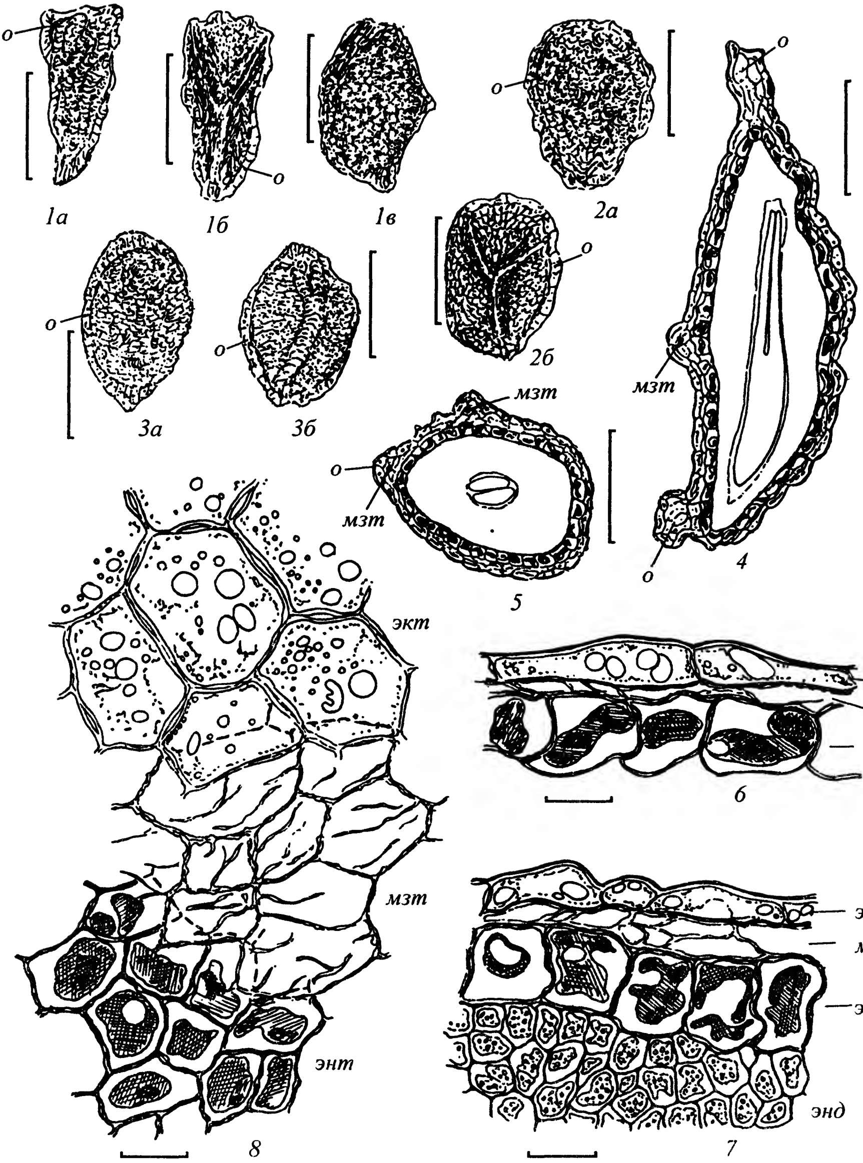


Рис. 2. Строение семени *Cyphia bulbosa*.

1, *2* — общий вид двух сухих семян с разных сторон: с адаксиальной (*1а*), абаксиальной (*1б*) и сбоку (*1в*), с адаксиальной (*2а*) и абаксиальной (*2б*); *3* — общий вид намоченного семени: с адаксиальной (*3а*) и абаксиальной (*3б*) сторон; *4*—*5* — срезы семени: продольный (*4*) и поперечный на уровне семядолей (*5*); фрагменты: *6* — продольного и *7* — поперечного срезов семенной кожуры; *8* — клетки семенной кожуры с поверхности. *мзт* — мезотеста, *о* — окантовка, *экт* — экзотеста, *энд* — эндосперм, *энт* — эндотеста. Масштабная линейка: *1*—*3б* — 0.1 см; *4*, *5* — 0.3 см; *6*—*8* — 0.02 мм.

(3—5 граней), в разной степени уплощенных (рис. 3, *2а*—*б*); поверхность семян рельефная, ячеисто-ямчатая, рубчик незаметный. У многогранных семян адаксиальная сторона, по-видимому представленная наибольшей гранью, выглядит слабо ребристой у сухих семян (рис. 3, *3а*) и более ровной у намоченных (рис. 3, *4а*, *5*, *6*), имеет по краю узкую, хорошо заметную окантовку (рис. 3, *3а*—*б*).

Семенная кожура *C. sylvatica*, видимо тестальная (экзо-, эндо-тестальная); в окраине и некоторых ребрах на абаксиальной стороне число слоев семенной кожуры увели-

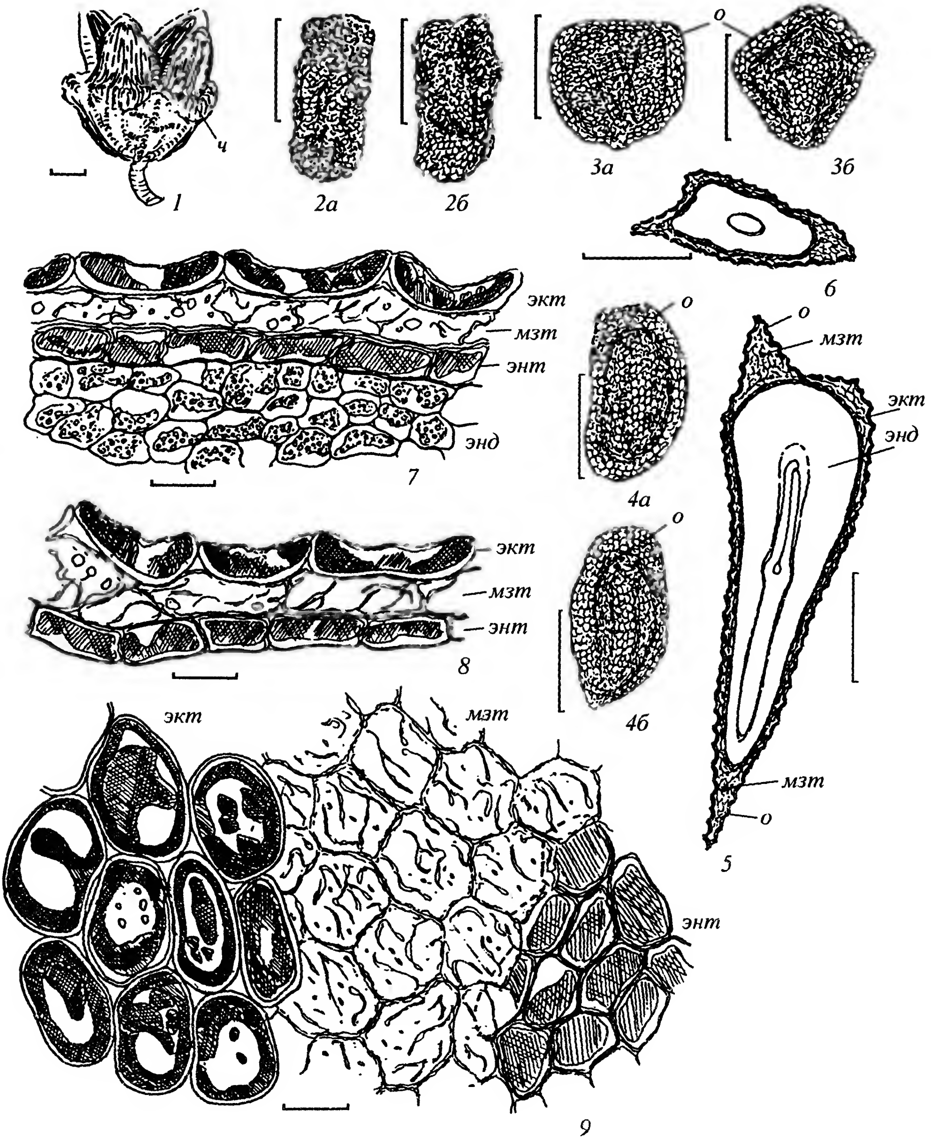


Рис. 3. Строение плода и семени *Cyphia sylvatica*.

1 — общий вид вскрывшегося плода в чашечке; *2* — общий вид сухого семени с разных сторон (*2а*, *2б*); *3* — общий вид сухого семени: с адаксиальной (*3а*) и абаксиальной (*3б*) сторон; *4* — общий вид намоченного семени: с адаксиальной (*4а*) и абаксиальной (*4б*) сторон; *5*, *6* — срезы семени: продольный (*5*) и поперечный на уровне гипокотиля (*6*); *7*, *8* — фрагменты срезов семенной кожуры: продольного (*7*) и поперечного (*8*); *9* — клетки семенной кожуры с поверхности. Обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка: *1*—*4б* — 0.1 см; *5*, *6* — 0.3 см; *7*—*9* — 0.02 мм.

чивается за счет клеток мезотесты (рис. 3, *5*—*9*). Экзотеста представлена крупными, плоскими, линзовидной формы клетками; с поверхности они овальные, с межклетниками. Наружная периклинальная стенка клетки тонкая, покрытая едва заметной кутикулой; внутренняя периклинальная и радиальные стенки утолщены. Полость клетки содержит танины в виде широкого кольца по ее периферии, а также крупных и мелких образований в центре. Мезотеста состоит из крупных, плоских в плане полигональной формы клеток, с тонкими стенками, образующими нежные длинные, часто ветвистые утолщения, вдающиеся в прозрачную полость клетки. Внутренний эндотестальный слой семенной кожуры образован плоскими в плане овально-полигональной формы (без межклетников) клетками; стенки тонкие, прозрачные. Полость клетки целиком заполнена включением танинов. Окраина семени сформирована смятыми клетками мезотесты, число слоев последней увеличивается также и в некоторых ребрах граней (рис. 3, *5*, *6*). Строение экзотесты, покрывающей эти образования снаружи, и эндотесты, подстилающей их изнутри, такое же, как и вокруг остальной части семени.

У обоих изученных видов эндосперм сохраняется в зрелом семени (рис. 2, *4*, *5*; 3, *5*, *6*). Запасные вещества представлены белком и мелкими каплями масла; на границе с зародышем, где клетки эндосперма теряют целостность, масла обнаружены в виде крупных капель.

Зародыши однотипные, осевые, прямые, палочковидные, дифференцированные на гипокотиль-корневую ось и 2 узкие семядоли; почечка не выражена (рис. 2, *4*, *5*; 3, *5*, *6*); запасные вещества представлены белком.

Таким образом, у обоих видов створки коробочки состоят в основном из склереид, что обеспечивает их прочность и объясняет локулицидно-септицидный механизм вскрывания коробочки путем расхождения створок и раскалыванием их в свою очередь на 2 части по продольно ориентированным склереидам. Наличие своеобразной ткани, рыхлой, но достаточно прочной, похожей на пенопласт, заполняющей почти всю внутреннюю часть створки, возможно препятствует быстрому высыпанию семян. Это создает условия для их доразвития.

Оба исследованных вида различаются по морфологии семян. Морфологические признаки варьируют и в пределах вида. Форма семян, состояние и размер окраины, характер поверхности у *C. bulbosa* и *C. sylvatica* не позволяют отнести их ни к 1-й, ни ко 2-й группе предложенных ранее (Thulin, 1978); они, видимо, занимают промежуточное положение.

Клетки экзотесты определяют характер поверхности семени — нерельефный, нежносетчатый у *C. bulbosa* и рельефный, грубо сетчатый, ячеистый — у *C. sylvatica*. Прочность семенной кожуры обеспечивают высохшие танины, обнаруженные в эндотесте у *C. bulbosa* и эндотесте и экзотесте у *C. sylvatica*. Клетки, образующие эндотесту, различаются у обоих видов формой, строением клеточных стенок и формой таниновых включений. Мезотеста формирует узкую окраину, увеличение количества ее слоев обычно происходит в ребрах.

Ограниченное количество образцов и отсутствие возможности исследовать плоды и семена в развитии не позволили точно идентифицировать происхождение слоев перикарпия и семенной кожуры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тахтаджян А. Л. Семейство колокольчиковые (*Campanulaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5 (2). С. 447—459.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Baillon H. Campanulacées // Histoire de plantes. Paris, 1882. T. 8. P. 317—374.

Bamps P., Malaisse F. Une nouvelle espece de *Cyphia* (*Lobeliaceae*) du Zaire // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1986. Vol. 56. N 3—4. P. 488—490.

De Candolle A. Mémoire sur les Lobéliacées et sur la nouvelle famille des *Cyphiacées*. Extrait Ann. Sci. Nat. 1839. 27 p.

Marloth R. Campanulaceae // The flora of South Africa. 1932. Vol. 3. Sect. 2. P. 208—215.

Schönland S. Notes on *Cyphia volubilis* Willd. // Trans. S. African Philos. Soc. 1890. Vol. 6. P. 44—51.

Schönland S. Campanulaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. T. 4. Abt. 5. S. 40—70.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Thulin M. Cyphia (*Lobeliaceae*) in tropical Africa // Bot. notis. 1978. Vol. 131. N 4. P. 455—471.

SUMMARY

The results of fruit and seed anatomic and morphological investigation of two species *Cyphia bulbosa* Berg. and *C. sylvatica* Eckl. et Zeyh. (*Cyphiaceae*) are presented. The structure of pericarp was discovered, which defines the fruit durability and explains the mechanism of its dehiscence. The morphological structure of seeds is various. The seed coat has 3 layers, it is evidently testal; the two species differ in the exotesta structure: non-raised and scarcely reticulate in *C. bulbosa*; and raised and coarsely reticulate in *C. sylvatica*.

УДК [582.682.4 : 576.3](–925.13) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 11

© П. Г. Жукова, В. В. Коцеруба, В. В. Петровский

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) СЕВЕРНОЙ ЯКУТИИ

P. G. ZHUKOVA, V. V. KOTSERUBA, V. V. PETROVSKY.
CARYOLOGICAL AND TAXONOMICAL STUDIES OF THE GENUS *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*)
IN THE NORTHERN YAKUTIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: viola@robotek.ru
Поступила 18.04.2003

В арктической Сибири наблюдается высокий полиморфизм морфологических признаков у представителей рода *Papaver* L. Для выяснения причин необычного многообразия форм маков на севере Якутии было проведено специальное кариотаксономическое исследование. В результате изучения локальных популяций в низовьях р. Лены были выявлены новые кариологические расы у *Papaver nudicaule* (2n = 70), *P. pulvinatum* (2n = 56), *P. paucistaminum* (2n = 56). Декаплоидная (с 2n = 70) популяция *P. nudicaule* выделена в особую разновидность *P. nudicaule* subsp. *commune* Turcz. var. *riparia* Petrovsky var. *nova*. Характер морфологических признаков и высокий уровень плоидности у растений нескольких локальных популяций *P. nudicaule* и *P. pulvinatum* позволяют предполагать их гибридное происхождение. Высказывается предположение, что район низовий р. Лены является территорией интенсивного формообразования представителей рода *Papaver*.

Ключевые слова: *Papaver*, полиплоидные ряды, кариологические расы, видообразование.

Уже длительное время высокополиморфный вид *Papaver nudicaule* L. привлекает внимание исследователей многообразием форм и рас. Обширный и сильно расчлененный ареал *P. nudicaule* свидетельствует о сложной истории этого лугово-степного вида. Особый интерес представляют популяции *P. nudicaule* из окраинных частей его ареала. В свое время А. И. Толмачев (1960) обратил внимание на своеобразие популяции растений *P. nudicaule* из низовий р. Лены на севере Якутии, включающей самые разнообразные формы, в том числе имеющие ряд признаков сибирского арктического вида *P. pulvinatum* Tolm. Авторы имели возможность провести кариологическое и таксономическое изучение большой серии растений, относящейся именно к нижнеленской популяции, и наблюдать эту популяцию в природе. При огромном разнообразии форм и широчайшем диапазоне изменчивости на сравнительно небольшой территории у многих растений *P. nudicaule* прослеживаются в основном комбинации признаков 3 таксонов: *P. nudicaule* L., *P. angustifolium* Tolm. и *P. pulvinatum* Tolm. Учитывая, что именно в этом районе Якутии ареалы 3 упомянутых видов соприкасаются, наличие растений с промежуточными признаками может быть следствием гибридизации. В связи с таким предположением было предпринято кариологическое изучение образцов растений, собранных в низовьях р. Лены и представляющих несколько морфологических вариаций комплекса *P. nudicaule* s. l. Были также исследованы образцы других видов маков, произрастающих в этом районе и на сопредельных территориях. Результаты подсчетов хромосомных чисел и плоидность исследованных образцов приводятся в таблице.

1-я серия образцов из 20 растений, собранных в низовьях р. Лены, оказалась представленной декаплоидами с числом хромосом 2n = 70. Следует отметить, что до по-

Числа хромосом и плоидность у исследованных образцов маков Северной Якутии

Название вида	Номер образца	Число хромосом, 2n	Плоидность, x = 7	Место сбора образцов в низовьях р. Лены
Papaver nudicaule L. subsp. *commune* var. *riparia* Petrovsky	SH-84-11	70	10x	Пос. Кюсюр
	SH-84-23	70	10x	
	SH-84-22	70 + 7B	10x	
	SH-84-02	70	10x	С. Чекуровка
	SH-84-03	70	10x	
	SH-84-04	70	10x	
	SH-84-05	70	10x	
	SH-84-06	70	10x	
	SH-84-07	70	10x	
	SH-84-27	70	10x	
	SH-84-26	70—112	10x—16x	Устье р. Сахтаны
	SH-84-08	70	10x	
	SH-84-09	70	10x	
	SH-84-10	70	10x	
	SH-84-18	70	10x	Устье р. Чубукулах
	SH-84-19	70	10x	
	SH-84-20	70	10x	
	SH-84-25	70	10x	
	SH-84-21	70 + 4B, 84, 105	10x, 12x, 15x	
	SH-84-13	84	12x	Устье р. Атыркан
Papaver paucistaminum Tolm. et Petrovsky	SH-00-03/16S	56	8x	Устье р. Арангастах
	SH-00-108	56	8x	Устье р. Огоньер-Юрях
	SH-00-109	56	8x	
	SH-00-110	56	8x	
Papaver pulvinatum Tolm. subsp. *lenaense* Tolm.	SH-84-12	56	8x	Устье р. Нелегер
	SH-84-14	56	8x	Устье р. Огоньер-Юрях
	SH-84-15	56	8x	
	SH-84-16	56	8x	
	SH-84-17	56	8x	
	SH-00-02/05S	56	8x	
	SH-00-121	56	8x	Биостанция Норденшельд
Papaver stubendorfii Tolm.	SH-86-02	42	6x	Р. Яна, пос. Усть-Куйга

следнего времени в северной Азии не отмечались растения *P. nudicaule* со столь высоким числом хромосом. Среди них большинство составляют растения, совмещающие признаки сибирского *P. angustifolium*, восточносибирского *P. pulvinatum* и восточносибирско-монгольского *P. nudicaule*. Растения этого типа характеризуются довольно плотными дерновинами с многочисленными прямостоячими цветоносами и крупными цветками. В большинстве случаев цветки имеют желтую окраску, у 2 образцов отмечены кремовые цветки и 1 растение оказалось с оранжево-розовыми цветками. Такую же оранжево-розовую окраску цветков мы наблюдали у 84-хромосомного растения *P. nudicaule* (образец № SH-84-13). У нескольких растений этой серии отмечена хорошо выраженная соматическая полиплоидия, когда в тканях корешков одновременно наблюдались клетки с 2n = 10x = 70, 2n = 12x = 84, 2n = 15x = 105 и даже с 2n = 16x = 112. Примечательной в этом отношении может считаться пара исследованных нами образцов, росших по соседству и морфологически совершенно идентичных (№ SH-84-26 и SH-84-27). В тканях проростков семян первого образца встречаются клетки, насчитывающие от 70 до 112 хромосом, тогда как у второго растения неизменно отмечалось в клетках только 2n = 70. От всех остальных изучавшихся растений эти 2 экземпляра отличаются очень мелкими и очень слабо опушенными (почти голыми) коробочками, напоминающими таковые у прибайкальского вида *P. nudicaule* var. *leiocarpum* Turcz., а также очень мелкими семенами.

Близкое родство этих двух растений несомненно. Очень возможно, что оба образца произошли от единого родительского растения, но соматическая полиплоидия реализовалась лишь у первого образца.

Изучение нижнеленской популяции *P. nudicaule*, к которой относятся исследованные нами 70-хромосомные растения, в более широком объеме — с привлечением всех имеющихся гербарных материалов — показало, что наряду с упоминавшимися Толмачевым (1960) формами *P. nudicaule*, отличными от *P. nudicaule* subsp. *commune* и *P. nudicaule* subsp. *gracile*, в районе к северу от пос. Кюсюр по берегам р. Лены и ее притоков постоянно и в значительном количестве встречаются растения, практически неотличимые от прибайкальского *P. nudicaule* subsp. *commune* Turcz. Таким образом, мы можем считать установленным факт присутствия *P. nudicaule* subsp. *commune* в низовьях р. Лены.

Что касается исследованных нами 70-хромосомных растений, то большинство из них отличается от типичной формы этого подвида длинными черешками листьев (нередко превышающими по длине пластинку листа), узкими, сильно расчлененными долями листа, нередко — более короткими пыльниками и формой диска коробочки, напоминающей таковую у *P. pulvinatum* Tolm. Учитывая, что этот тип растений встречается в районе только на береговых валах и песчано-галечных террасах поймы, их можно рассматривать как узко локализованную разновидность.

P. nudicaule subsp. commune Turcz. var. riparia Petrovsky var. nov. — A forma typica var. commune petiolum foliorum longioribus, lobis foliorum angustioribus saepe plus dissectis, antheris plus brevioribus, discus capsulorum plus latioribus differt.

Typus: Jakutia borealis, districtus Bulunensis, in vicinitate pagi Czekurovka, ad ripam dextram fluminis Lena, 5 VIII 1984, N 84-29. V. Petrovsky, T. Plieva (LE, cum isotypo).

Типовой образец, хранящийся в Гербарии БИН РАН (LE), имеет этикетку:

«Паратип (paratipus): Якутская АССР, нижнее течение реки Лены, окрестности села Чекуровка, бассейн реки Сахтаны, на осыпи у скал, 5 VIII 1984, № 84-29, В. В. Петровский, Т. В. Плиева. (LE)».

Можно предположить, что декаплоидная разновидность (2n = 10x = 70) *P. nudicaule* возникла в результате гибридизации 84-хромосомных растений (12x) *P. nudicaule* с 56-хромосомными (8x) растениями других видов маков, произрастающих в этом районе на тех же экотопах, что и *P. nudicaule* (см. таблицу).

2-я серия растений включает в себя 7 октоплоидных образцов (2n = 8x = 56). Эти растения в основном отличаются от 70-хромосомных более низкорослыми, отчетливо извилистыми или приподнимающимися цветоносами, очень широкими лепестками и заметно более короткими коробочками.

Перечисленные выше отличия, а также характерные для октоплоидных растений меньшее число тычинок, более крупные пыльники, узколанцетная форма листовых сегментов, сближают эти 56-хромосомные образцы скорее с *P. pulvinatum* и *P. angustifolium*, нежели с местной расой *P. nudicaule*.

Сравнение рассматриваемых нами октоплоидных растений с гербарными образцами маков из низовий р. Лены, хранящихся в Гербарии (LE), позволяет отнести все 56-хромосомные экземпляры маков к таксону, который был описан Толмачевым (1975) как *P. pulvinatum* subsp. *lenaense*.

Следует отметить, что у типовой расы *P. pulvinatum* subsp. *pulvinatum*, распространенной на Таймыре, на северо-востоке Якутии и на Чукотке, почти на всем протяжении ареала нами неоднократно определялось число хромосом 2n = 28 (Жукова, Петровский, 1971, 1980, 1985). Лишь в нескольких случаях — на Таймыре и на о-ве Врангеля — были отмечены растения с 2n = 5x = 35 (Жукова, Петровский, 1985). Очевидно, эти пентаплоидные растения имеют гибридное происхождение. Вероятной родительской парой таких растений могли быть *P. pulvinatum* с 2n = 28 и *P. lapponicum* subsp. *orientale* с 2n = 6x = 42. Эти 2 вида нередко произрастают по соседству.

Нижнеленская популяция вида, отнесенная к *P. pulvinatum* subsp. *lenaense*, имеет 2n = 8x = 56. Предстоит выяснить, не является ли нижнеленская раса автополиплоидным производным *P. pulvinatum* s. str. Не исключено, что октоплоидная раса *P. pulvinatum* имеет гибридную природу, но в таком случае еще предстоит выявить вторую исходную форму мака. Ряд макроморфологических признаков (форма листовых пластинок, размер цветков, характер опушения) сближает октоплоидные растения с произрастающим в этом же районе видом *P. angustifolium* Tolm. Однако цитогенетические и кариологические данные по этому таксону отсутствуют, и возможное участие последнего вида в генезисе *P. pulvinatum* subsp. *lenaense* можно лишь предполагать. По-видимому, некоторую ясность в этом вопросе может внести кариологическое исследование *P. angustifolium*, морфологически близкого как к *P. pulvinatum*, так и к *P. nudicaule*.

Ареал *P. pulvinatum* subsp. *lenaense* нигде не соприкасается с фрагментами ареала типового подвида *P. pulvinatum* subsp. *pulvinatum* и, вероятно, нижнеленский подвид развивается автономно от типового вида уже продолжительное время. Сравнение кариотипов этих двух морфолого-географических рас может пролить свет на генезис октоплоидной расы.

Еще одну серию составляют 4 образца маков, которые по своим макроморфологическим признакам должны быть, безусловно, отнесены к арктическому виду *P. paucistaminum* Tolm. et Petrovsky, встречающемуся в сибирской Арктике от Таймыра до Чукотки. Но в отличие от чукотских растений *P. paucistaminum*, которые, как правило, являются декаплоидными и имеют 2n = 10x = 70 (Жукова и др., 1973; Жукова, Петровский, 1985, 1987), растения нижнеленской популяции этого вида оказались октоплоидами с 2n = 56.

Известно, что ареал *P. paucistaminum* сильно расчленен, и соответственно эволюция популяций на каждой изолированной части ареала довольно длительный период происходит в неодинаковых условиях. Естественно, что наличие разных кариологических рас у *P. paucistaminum* может быть результатом автономной эволюции кариотипов в отдельных частях ареала. Однако альтернативой может быть предположение о гибридной природе одной из двух кариологических рас. Гибридное происхождение может предполагаться как для октоплоидных, так и для декаплоидных растений. 56-хромосомная раса могла возникнуть в результате гибридизации 70-хромосомных растений *P. paucistaminum* с 42-хромосомными растениями *P. lapponicum* subsp. *orientale* Tolm. В то же время сама декаплоидная раса (2n = 10x = 70) могла возникнуть при гибридизации *P. lapponicum* subsp. *orientale* (2n = 6x = 42) с чукотско-западноамериканским таксоном *P. macounii* Greene subsp. *discolor* (Hult.) Randel (2n = 4x = 28) с последующим удвоением числа хромосом в кариотипе. Каждое из этих предположений может быть проверено исследованием и сравнением кариотипов обсуждаемых таксонов и их возможных предков.

Несомненный интерес представляет изученный нами образец мака из окрестностей пос. Усть-Куйга (в нижнем течении р. Яны), имеющий 2n = 42. Эти растения объединяют в себе признаки гольцово-тундрового *P. microcarpum* DC. (2n = 14) и нижнеленской декаплоидной расы *P. nudicaule* (2n = 70). Крупными желтыми цветками, принимающими оранжевую окраску при высыхании, и приуроченностью к щебнистым местообитаниям 42-хромосомные растения сближаются с *P. microcarpum* subsp. *czekanowskii* (Tolm.) Tolm., а формой листьев, размерами цветоносов, пыльников, плодов, слабым опушением и общим габитусом они, несомненно, сходны с нижнеленским *P. nudicaule*. По формальным признакам эти растения в общем соответствуют приводимому во «Флоре СССР» краткому описанию *P. stubendorfii* M. Pop. (Попов, 1937). Экология и география этого таксона до сих пор недостаточно выяснена. В предварительном порядке мы относим изученные нами 42-хромосомные растения именно к *P. stubendorfii*. У этого вида однажды уже было отмечено 2n = 42 на востоке Якутии (Жукова, Петровский, 1985).

Выявление в низовьях р. Лены популяций 3 видов маков, у которых обнаружены новые кариологические расы, позволяет предположить, что, возможно, именно в этом районе могли возникнуть, развиться и сохраниться новые формы, появившиеся спонтанно или в результате гибридизации уже существующих видов маков.

Предлагаемые версии гибридного происхождения некоторых из этих новых форм — пока это лишь рабочие гипотезы, требующие проверки современными цитогенетическими и молекулярными исследованиями. Независимо от того, когда эта проблема будет разрешена, факт активного формообразования в нижнеленских популяциях маков заслуживает всестороннего и пристального рассмотрения. Одна из целей настоящей публикации — привлечь внимание к этой проблеме.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49477) и программы «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жукова П. Г., Петровский В. В. Хромосомные числа некоторых цветковых растений о-ва Врангеля // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 2. С. 294—305.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 5. С. 651—659.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Цитотаксономическое исследование видов рода *Papaver* (*Papaveraceae*) северо-востока Азии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 362—368.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Числа хромосом и таксономия некоторых видов растений из районов северной Азии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1617—1624.

Жукова П. Г., Петровский В. В., Плиева Т. В. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 9. С. 1331—1342.

Попов М. Г. Род *Papaver* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 598—646.

Толмачев А. И. Новые маки из Якутской АССР // Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР. 1960. Т. 20. С. 163—182.

Толмачев А. И. Род *Papaver* L. // Арктическая флора СССР. Л., 1975. Т. 7. С. 7—32.

SUMMARY

High morphological polymorphism of *Papaver* species was recorded in the Arctic Siberia. A special caryotaxonomic investigation was carried out to reveal the causes of an unusual diversity of poppies in the northern Yakutia. New caryologic races of *Papaver nudicaule* (2n = 70), *P. pulvinatum* (2n = 56) and *P. paucistaminum* (2n = 56) were found as a result of study of their local populations in the Lower Lena River. Decaploid (2n = 70) population of *P. nudicaule* was distinguished as a special variety, *P. nudicaule* subsp. *commune* Turcz. var. *riparia* Petrovsky, var. *nova.* The morphological features and a high polyploid level of *P. nudicaule* and *P. pulvinatum* plants in several local populations suggest their hubrid origin. The Lover Lena is supposed to be an area of intense speciation in the genus *Papaver.*

© Odd Vevle

PHYTOCOENOTIC HABITAT CLASSIFICATION IN RED LISTS, NORDHAGEN'S RECOMMENDATION AND ELLENBERG'S SOCIO-ECOLOGICAL VALUES

ОДД ВЕВЛЕ. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ МЕСТООБИТАНИЙ РАСТЕНИЙ КРАСНЫХ СПИСКОВ, РЕКОМЕНДАЦИИ НОРДХАГЕНА И СОЦИО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КОДЫ ЭЛЛЕНБЕРГА

Telemark College, N-3800 BØ I TELEMARK, Norway
E-mail: odd.vevle@hit.no
Phone: +47 3595 2768 (or private: +47 3595 1438)
Fax: +47 3595 2701
Received 05.03.2003

Nordhagen's recommendation to classify habitats according to the Central European method of floristic-sociological phytosociology, has been tested for the Norwegian red-listed vascular plants, by means of developing the socio-ecological values, similar to Ellenberg's Zeigerwerte, linking the species to higher syntaxa of Norwegian vegetation types.

Altogether 356 red-listed species were assigned to syntaxa, and their threat categories in terms of IUCNcodes were given in the database. In the sorted list the higher number of species shows that the habitat types with the were: 1. communities on sand/shallow soil, meadows and heaths in the lowland (94 taxa); 2. communities in and along shores of freshwater (61), and 3. communities of weeds in arable land and ruderal places (51).

Key words: Norwegian red list, vascular plants, habitat classification, syntaxa, socio-ecological values.

Red lists have been given much attention in Norway, both as a basis for surveying biodiversity and as a tool for fulfilling international obligations. In the Norwegian Red List 1998 [NRL], taxa are listed and sorted according to the IUCN categories of threat. The Norwegian flora of vascular plants comprises 1195 native species, and approximately 580 introduced and established species. In addition a great number (app. 1000) have been introduced occasionally once or several times. Apart from the main list of.native taxa, the NRL comprises introduced and established species, endemics, apomicts as well as species on international red lists. The NRL give keyword for the habitats (in Norwegian levesteder) and main threats (Direktoratet..., 1999 [DN 1999]).

Red lists are of importance for national and international conservation of global biodiversity. For the international understanding of red lists a shared, accepted (or at least acceptable) nomenclature is necessary. This concerns both taxa and biotope types. In addition to the responsibility for internationally listed species, any nation has a responsibility for its own populations, and a contribution to the global biodiversity. On this background the terminology in the NRL of is commented.

In the last decennia not only taxa, but also the vegetation types have been red-listed in national and international projects (European Commission, 1999; Fremstad et Moen, 2001).

Nordhagen's recommendation

Nordhagen's opinion on the habitat classification was «Die von den mitteleuropäischen Forschern benutzten lateinischen Verbands- and Ordnungsnamen (mit der Endung-ion, bzw.-etalia) bieten viele Vorteile dar, vor allem weil dadurch ältere aber vielfach unklare oder schwer definierbare Bezeichnungen wie „Heide", „Wiese", „Moor" u. s. w. als generelle, internationale Termini überflüssig werden» (Nordhagen, 1936 : 6). In this way Nordhagen recommended to use syntaxa in the sense of the Central European method of floristic-sociologically defined syntaxa as a basis for habitat classification.

The aim of this paper is to apply the phytocoenotic habitat classification (syntaxa) for the habitat classification of the NRL vascular plants; to present the outlines of its computerization, and to discuss its application in the habitat classification. Questions behind this attempt are whether it was possible to code and sort the NRL vascular plants according to the syntaxa, and whether it was possible to avoid the overlapping between the habitat terms actually used in the NRL habitat classification.

The terminology in «The Norwegian Red List 1998»

The taxa. In the NRL the species' names are given without author epithets or references to taxonomical works.

Comment. The nomenclature problems were solved by checking out synonyms in «Flora Europaea» (Tutin et al., 1964—1980) and other floras. Since the red lists are means of communication from the conservation authorities to the public in general, as weel as to the cooperating scientists. Serving as a basis for practical management and legislation, the plant names are crucial. The identification, management and preservation of a species need an unambiguous reference to its name. This can be achieved by printing its full name, including the author's epithet and/or referring to published sources where complete names and preferably also synonyms are given.

The habitat classification. In the NRL the habitat classification has been made differently in three occasions. Six main habitat terms have been described in the introduction, 10 terms are used in the graphs showing statistics and 33 have been used in the lists of the NRL without interrelation between the broader and the more specific habitat types (DN 1999 : 17—18, 55—60). In the statistics (graph), the percentage of species in the habitat classes confusingly outnumbers 130 % (DN 1999 : 60). **Comment.** The clearly overlapping terms make the statistics unclear or misleading. The NRL states no interrelation between the terms, so a revision of the habitat classification should be made.

The categories of threat. The international categories of threat of species are used in terms of letters and figures, viz. extinct = EX = 0, endangered = E = 1, vulnerable = V = 2, rare = *R* = 3, declining, care demanding = DC = 4, and declining, monitoring species = DM = 4. **Comment.** For practical reasons the categories extinct (EX) and extinct in the wild (EW), and the declining care demanding (DC) and declining monitor species (DM) were not differentiated.

Phytocoenotic habitat classification

The syntaxa have been found useful as haitat classification. H. Ellenberg in his textbooks «Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen» and «Zeigerwerte der Pflanzen» developed the socioecological values as a decimal coding for linking plant species to the syntaxa (Ellenberg et al., 1992, Ellenberg, 1996). The 46 classes of Central European vegetation are grouped in 8 class groups. Classes within the groups are coded by means of 2 figures e. g. 1.1 Lemnetea, and 1.8 Oxycocco-Sphagnetea in class group 1 Freshwater- and mire vegetation. The increased number of figures in the code reflect subordinate syntaxa down to order, alliance and suballiance, e. g. the 8.431.1 Luzulo-Fagenion in 8.431 Fagion sylvaticae of class group 8 Deciduous forest and related vegetation. Increasing figures of the decimal coding reflects the sociological progression, in terms of increased stability, species diversity, competitive force etc.

Method

Computerized tables of the plant species' indicator values, «Zeigerwerte» were obtained from Ellenberg et al. (1992). The nomenclature was adopted according to Lid et Lid (1994). Some nomenclature problems were solved by using «Flora Europaea» (Tutin et al., 1964—1980). For the development of the Norwegian socio-ecological values, a syntaxonomical survey was adopted and revised according to sociological progression, as shown in

TABLE 1

Survey on habitat types (1—9) in terms of groups of plant communities on the level of classes (44) with respect to the groups' physiognomy, prevailing life forms, ecology, and site conditions. The class groups as well as the classes within each group, are arranged according to the sociological progression (after Vevle, 1985)

1. COMMUNITIES IN AND ALONG SHORES OF FRESHWATER

1.1. Communities of lemnoids	Lemnetea minoris
1.2. Communities of bladderworts et other ceratophylloids	Utricularietea intermedio-min.
1.3. Communities of charophytes in lime-olgotrophic waters	Charetea fragilis
1.4. Communities of nymphaeoids, potamoids and myriophylloids	Potametea pectinati
1.5. Isoetoid-communities in mostly shallow/clear waters	Littorelletea
1.6. Amphiphytic dwarf plant communities	Isoeto-Nanojuncetea
1.7. Communities of nitrophilous therophytes	Bidentetea tripartiti
1.8. Communities of helophytic graminoids and herbs	Phragmiti-Magnocaricetea

2. COMMUNITIES IN WELLS, FENS AND BOGS AND WET HEATHS

2.1. Communities of springs	Montio-Cardaminetea
2.2. Communities of mires, lawns and mud-bottoms	Scheuchzerio-Caricetea
2.3. Communities of chamaephytic bog-tussocks and wet heaths	Oxycocco-Sphagnetea

3. SALT TOLERANT TO HALOPHYTIC COMMUNITIES OF SEASHORES

3.1. Eelgrass communities in the sub- and hydrolitoral zone	Zosteretea marinae
3.2. Communities of potamoids et isoetoides in the hydrolitoral zone	Ruppietea maritimae
3.3. Communities of therophytic halosucculents	Thero-Salicornietea
3.4. Communities of nitrophytic therophytes on drift line debris	Cakiletea maritimae
3.5. Communities of small salt tolerant hemicryptophytes	Saginetea maritimae
3.6. Communities of chasmophytes halophytes on rocks	Critmo-Limonietea
3.7. Communities of perennial nitrophytes on coarse substrate	Honckenyo-Elymetea
3.8. Communities of salt tolerant helophytes	Bolboschoenetea
3.9. Communities of halophytic meadows in the geolitoral zone	Asteretea tripoli

4. COMMUNITIES OF WEEDS IN DISTURBED PLACES

4.1. Therophytic trampled communities	Polygono-Poetea annuae
4.2. Therophytic comm. of nitrophytes in cultivated fields et gardens	Stellarietea mediae
4.3. Communities of perennial nitrophytes, in disturbed and ruderal sites	Artemisietea vulgaris

5. COMMUNITIES ON WALLS, IN ROCK CREVICES AND ON UNSTABLE MINERAL SOIL

5.1. Communities of nitrophilous mesophytes, in wall crevices etc.	Parietarietea judaicae
5.2. Communities on heavy metal-polluted soil (Cu, Zn, Pb)	ad Violetea calaminariae
5.3. Communities of chasmophytes in rock crevices	Asplenietea trichomanis
5.4. Communities of hemicryptophytes on unstable scree	ad Thlaspietea rotundifolii

6. COMMUNITIES OF ALPINE SNOW BEDS AND HEATHS

6.1. Alpine snow bed communities	Salicetea herbaceae
6.2. Communities of chamaephytes and lichens in wind exposed sites	ad Juncetea trifidii
6.3. Communities of basiphilous chamaephytes and graminoids	Carici rupestris-Kobresietea
6.4. Heath communities of graminoids, chamaephytes and shrubs	ad Loiseleurio-Vaccinieta

7. COMMUNITIES ON SAND/SHALLOW SOIL; LOWLAND MEADOWS AND HEATHS

7.1. Communities on mobile eolian sand	Ammophiletea arenarii
7.2. Communities on stabilized sands or shallow soil	Koelerio-Corynephoretea
7.3. Thermophilous chalk grassland of geo- and hemicryptophytes	Festuco-Brometea
7.4. Anthropogenic meadows of hemicryptophytes, herbs and grasses	Molinio-Arrhenatheretea
7.5. Grass heaths and ericaceous heaths in the lowland	Nardo-Callunetea

8. FOREST RIMS, CLEARINGS AND SHRUBS, ET ALPINE/SUBALPINE TALL HERB COMM	
8.1. Therophytic communities of forest clearings	Epilobietea angustifolii
8.2. Forest rims of hemikryptophytes and nanophanerophytes	Trifolio-Geranietea
8.3. Shrubs and hedgerows, in maritime et anthropogenic sites	Rhamno-Prunetea
8.4. Alpine/subalpine eutrophic meadows/woodland, with herbs and ferns	Betulo-Adenostyletea
9. ALLUVIAL WILLOW SHRUBS AND STABLE FOREST COMMUNITIES	
9.1. Shrubs and forests of willows, on alluvial sites	Salicetea purpureae
9.2. Willow shrubs and black alder swamp forests	Alnetea glutinosae
9.3. Coniferous forests of the boreal zone	Vaccinio-Piceetea
9.4. Thermophilous deciduous forest communities	Querco-Fagetea

table 1. The system of class groups and subordinate classes, allowing a decimal coding according to sociological progression, was made similarly to Ellenberg (1996). The Norwegian vegetation types could be assigned 44 classes. A major part of them, 37, have also been surveyed in Vegetasjonstyper i Norge (Fremstad, 1997 : 224—237) that is commonly used by the Norwegian conservation authorities. The basis for this syntaxonomical approach was based Braun-Blanquet (1964), Böttcher (1980), Dierschke (1994), Dierssen (1996), Ellenberg (1996), Ellenberg et al. (1992), Oberdorfer (1983), Vevle (1983, 1985, a, b, 1987). Except for 17 species, every taxon was given a decimal code, indicating the syntaxon in which it is characteristic or has its best development. In the syntaxonomy the units may not be regarded as overlapping, even if a species may occur in more than one syntaxon. The figures 0—4 for the categories of threat were given in a separate column of the database. The taxa on the main list (255), as well as the Norwegian responsibility species, the introduced species and the apomicts except for some species of *Hieracium*, *Rubus* and *Taraxacum* were considered (DN 1999 : 55—61, 151—152, 154—155). Altogether 356 taxa were treated as red-listed. The program ACCESS 2000 allowed queries from the database, sorting all species by any information given in the columns.

Results and discussion

In a query all NRL-vascular plants were sorted in groups of threat category by habitat type in terms of syntaxa. The result is shown in table 2. The nine habitat types are based on phytosociological «class groups» with their subordinate 44 classes in table 1. The relevant subordinate syntaxa of orders and alliances have been surveyed in textbooks and other publications (i. e. Dierssen, 1996; Vevle, 1985, 1987).

1. The sorting was successful insofar Nordhagen's recommendation could be followed with respect to using syntaxa as references for the habitat types.

2. The sorting confirmed that the greater number of red-listed species belongs to wetlands and cultural landscapes (DN 1999 : 54).

3. The result from the query also showed some new evidence. Three groups prevail; the species characteristic for meadows and heaths in the lowland (group 7, 94 taxa), the species in and near freshwater (group 1, 61 taxa), and species of arable land and ruderal places (group 4, 51 taxa).

4. The reasons why this methodological study supports Nordhagen's recommendation may be linked to the following items;

A. Stabilization of terminology.

Once an accepted or acceptable survey of syntaxa has been established, the system will be more stable than a common language terminology. Similarly to names of taxa, the names of syntaxa are being stabilized by the internationally accepted principles and rules for the nomenclature of syntaxonomy (Weber et al., 2000).

TABLE 2

The number of vascular plants in Norwegian Red Lists in threat categories by habitat types (in terms of syntaxa arranged according to sociological progression). After Direktoratet for naturforvaltning (1999), based on Vevle, 1983, 1985, 1987

Habitat class groups after Vevle, 1987	IUCN categories of threat					Sum
	0 = Ex Extinct	1 = E Threatened	2 = V Vulnerable	3 = R Rare	4 = DC, DM Declining	
1. Communities in and along shores of freshwater	5	12	16	9	19	61
2. Springs, fens and bogs and wet heath	2	2	2	6	5	17
3. Salt tolerant/halophytic communities of seashores	0	2	5	5	2	14
4. Communities of weeds in disturbed places	11	13	9	9	9	51
5. Communities in rock crevices and on unstable scree	2	2	15	24	1	44
6. Alpine snow beds and mountain heaths	1	0	0	3	2	6
7. Comm. on sand/shallow soil, meadows et heaths in the lowland	12	10	25	21	26	94
8. Forest rims, clearings and shrubs et alpine tall herb communities	1	2	5	12	10	30
9. Alluvial shrubs and stable forest communities	0	1	6	10	5	22
10. Unclassified	3	1	5	5	3	17
Total	37	45	88	104	82	356

B. No overlapping.

If the terms describing habitats were to be a classification system, there should be no overlapping. Syntaxonomy provides such a system. Since one taxon has to be given only one socioecological value, it will be counted for only one habitat type. On the other hand, the assignment of a taxon to one syntaxon may be a topic for dispute and disagreement, e. g. whether *Phippsia concinna* is characteristic for alpine snow beds (in group 6) or for unstable scree (in group 5). For the computerization and statistics the method provides an advantage when a species even with low fidelity (in German Treuegrad), frequently occurring in more than one habitat type, is necessarily assigned to only one.

C. Overall international communication.

The internationally acceptable principles and nomenclature rules make syntaxa understandable for phytosociologists. The conservationists and scientists who are familiar with syntaxonomy will easily communicate. However, in some countries the lack of knowledge, or the antagonistic attitude towards syntaxonomy may prevent its application. An extended use can be expected in the future, because syntaxa is already being used in a number of international projects, e. g. Natura 2000 (European Commission, 1999), European Vegetation survey (International Association for Vegetation Sciences) and Vegetation map of Europe (Bohn et al., 2000). These projects seemingly, have or will have impact on the international communication on nature conservation.

D. The preservation of character taxa.

The preservation and the management of the habitats should be based on knowledge and understanding of their characteristic species' composition and site conditions. The successful conservation of a given species is normally achieved by preserving the environmental conditions under which it grows. The preservation of a species in a habitat, for which it is not characteristic, will be a long lasting struggle. A famous Norwegian example is the red-listed *Onopordum acanthium*, disappearing from the established reserve in SE Norway, but surviving outside, in the farmer's new hen yard. The national preservation and management of red-listed species should be based on the appropriate scientific terminology from biology and ecology in order to obtain the international interdisciplinary understanding and recognition.

E. The decimal coding according to sociological progression.

The shared decimal coding of taxa and syntaxa, is a means of linking species to the formal hierarchy of syntaxa. For a database such linking is a part of the processing. The sequence of syntaxa may be organized and coded according to intrinsic properties of the syntaxa, such as increasing species diversity, stability, competitive force, etc. If this principle of sociological progression sensu Böttcher (1980) is followed, the figures are more casily read and interpreted, representing units with dynamic properties, and possibly contributing to the accept and a better understanding of syntaxonomy.

Conclusions

This methodological study on the NRL red listed vascular plants showed that for the international understanding of red lists a shared, accepted (or at least acceptable) nomenclature is necessary. This concerns both taxa and habitat types. In addition to the responsibility for internationally listed species, any nation has a responsibility for its own populations, and its contribution to the global biodiversity. The present paper shows that it is possible to materialize Nordhagen's recommendation. If his proposal were to be followed, the advantages may be connected to:

1. The improved international scientific communication;
2. The improved communication between conservationists and phytosociologists;
3. The computer based processing of huge databases by means of decimal coding;
4. The stabilized of terminology because of the nomenclature rules;
5. The codes representing sociological progression may contribute to bridging the gap between different schools of vegetation ecology.

In my opinion the case study opens for measures to be taken also for other red lists than vascular plants. The preservation and management of all red listed species need such a system of international, compatible terms. Its application is recommended for Norwegian red list because:

- The application of an internationally acceptable floristic-sociological system allows the Norwegian vascular plants to be assigned to syntaxa on the level of classes.
- The sorting of the red-listed species by the decimal coding of the socio-ecological values gives a new standard and new evidence with respect to their habitat types and threat categories.
- If a syntaxonomical system were to be accepted, it would stabilize the habitat classification, prevent the overlapping between terms and be easily surveyed electronically.
- As suggested by Nordhagen some sixty years prior to the edition of NRL, the floristic-sociological classification of habitats «bieten viele Vorteile dar, vor allem weil dadurch unklare oder schwer definierbare Bezeichnungen überflüssig werden».

Acknowledgements

For his development of the socio-ecological indicator values I am indebted to the late professor Heinz Ellenberg, for inspiring me to keep on trying to survey the Norwegian syntaxa, I thank all those who sent books and reprints. For critically reading the manuscript I thank Dr. Thomas Raus, Berlin.

REFERENCES

Bohn U., Gollub G., Hettwer C. Karte der natürlichen Vegetation Europas. Legende / Map of the Natural Vegetation of Europe. Legend. Scale 1 : 2 500 000. Bundesamt für Naturschutz // Federal Agency for Nature conservation. Münster-Hiltrup, 2000, 153 S. 12 pl.

Böttcher H. Die soziologische Progression als Anordnungsprinzip der Gesellschaften im pflanzensoziologischen System // Phytocoenologia. 1980. Vol. 7. S. 8—20.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. neu bearb. Aufl. Berlin etc., 1964. 865 S.

Dierschke H. Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. Stuttgart, 1994. 683 S.

Dierssen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart, 1996. 838 S.

Direktoratet for naturforvaltning 1999. Nasjonal rødliste for truete arter i Norge 1998. Norwegian Red List 1998. DN-rapport 1999-3, Trondheim, 1999. 162 p.

Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart, 1996. 1096 p.

Ellenberg H. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. 1992. Vol. 18. 258 p.

European Commission 1999. Natura 2000. Interpretation Manual of European Union Habitats // European Commission DG Environment, 1999. Eur 15/2119 p.

Fremstad E. Vegetasjonstyper i Norge / Norsk institutt for naturanalyse. Temahefte 12. Trondheim, 1997. 279 p.

Fremstad E., Moen A. Truete vegetasjonstyper i Norge // NTNU Vitenskapsmuseet Rapp. bot. Ser. 2001. Vol. 4. 231 p.

Lid J., Lid D. T. Norsk flora. Oslo, 1994. 1014 p.

Nordhagen R. Versuch einer neuen Einteilung der subalpinen-alpinen Vegetation Norwegens // Bergens Museums Årb. Naturv. Vol. 7. Bergen, 1936. 88 p.

Oberdorfer E. Pflanzensoziologische Excursionsflora. Stuttgart, 1983. 1051 S.

Tutin T. G. et al. Flora Europaea. Cambridge, 1964—1980. Vol. 1—5.

Vevle O. Norwegian Vegetation types. A preliminary Survey of higher syntaxa // Tüxenia. 1983. Vol. 3. P. 169—178.

Vevle O. Norwegian Vegetation types. Mapping Codes according to sociological progression // Telemark distriktshøgskole Skrifter. 1985a. Vol. 105. P. 1—39.

Vevle O. Økologiske faktortal for norske karplanter. 2. rev. utg. (Ecological indicator values for Norwegian vascular plants. 2nd revised ed.) // Telemark distriktshøgskole Skrifter. 1985b. Vol. 101. P. 1—35.

Vevle O. Norske vegetasjonstypar 4. utg. / Bø i Telemark. 1987. 116 p. 20 pl.

Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition // J. Veg. Sci. 2000. Vol. 11. P. 739—768.

РЕЗЮМЕ

Рекомендация Нордхагена классифицировать местообитания в соответствии с методикой центрально-европейской флористической фитосоциологии была апробирована на сосудистых растениях Красного списка Норвегии. За основу были взяты социологические величины Элленберга для высших синтаксонов растительности Норвегии. К синтаксонам было отнесено 356 видов Красного списка Норвегии. В базу данных введены их категории сохранности по шкале IUCN. Типы местообитаний с наиболее многочисленными видами Красного списка:

1. Сообщества песчаных и мелких почв, антропогенные луга и пустоши (94 таксона).
2. Сообщества на берегах пресных водоемов (61).
3. Сообщества сорняков на пашнях и рудеральные местообитания (51).

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.26(4)

© **Т. Ф. Козыренко**

МОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЯ *ACTINOCYCLUS PODOLICUS* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ МИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ОБЛАСТИ

T. F. KOZYRENKO. MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF *ACTINOCYCLUS PODOLICUS* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM MIOCENE SEDIMENTS OF PONTIC-CASPIAN REGION

Санкт-Петербургский государственный университет, каф. ботаники
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел. (812)328-95-43

Поступила 16.07.2002
Окончательный вариант получен 12.05.2003

Исследования морфологии створок *Actinocyclus podolicus* с применением сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) позволили уточнить таксономическую принадлежность вида и перенести его в род *Actinostephanos*.

Ключевые слова: *Actinostephanos*, новый вид, *Bacillariophyta*, миоцен, сармат.

В осадочных породах среднего сармата Молдавии в составе единого солоновато-водно-морского комплекса диатомовых водорослей А. В. Missuna (1913) были найдены и изучены 2 новые разновидности центрических диатомей, отнесенные автором к *Aulacodiscus beringensis* Mann (Mann, 1907). Судя по диагнозам в работе Missuna, разновидности *Aulacodiscus beringensis* var. *podolicus* Missuna и *A. beringensis* var. *molokischianus* Missuna отличаются от типовой формы размерами, более нежной структурой, различным числом гиалиновых полос и шипов на створке. Позднее эти разновидности были обнаружены в среднесарматских глинах мыса Каменного на Таманском п-ове (Шляпина, рукопись, фонды ВНИГРИ) и в диатомовых слоях Шабан-Дагской антиклинали на Апшеронском п-ове (Голубятников, 1927). Нами названные выше разновидности были впервые встречены в среднем сармате Крымского п-ова. Согласно данным, полученным в световом микроскопе (СМ), створки этих разновидностей не несут характерных для рода *Aulacodiscus* Ehr. объемных выростов близ края створки; отсутствуют подобные выросты и на фотографиях в работе Missuna. Наблюдения показали также большой разброс в отношении размеров створок, числа пучков ареол и разделяющих их гиалиновых полос, что позволило объединить обе разновидности и отнести их к виду, отличному от *A. beringensis*. Этот вид был условно перенесен в род *Actinocyclus* Ehr. — *Actinocyclus podolicus* (Missuna) Kozyr. (Козыренко, 1959, табл. I, *4*). Присутствие *A. podolicus* в осадочных породах среднесарматского возраста Понто-Каспийского бассейна отмечалось и в последующие годы (Водопьян, 1977; Temniskova-Topalova, 1982; Козыренко и др., 1985).

Материалом для настоящей статьи послужили образцы среднесарматских глин Молдавии (села Молокиш, Вережаны), Украины (Крымский п-ов), России (Краснодарский край). Для изучения в СЭМ препараты подготовлены по методике В. А. Николаева (1982); микрофотографирование выполнено Л. А. Карцевой на СЭМ марки JSM-35 С JEOL и А. А. Улановой на Philips XL30.

Электронно-микроскопические исследования показали отсутствие на створках *Actinocyclus podolicus* характерных для рода *Aulacodiscus* двугубых выростов с объемными наружными трубками, а также различную структуру лицевой поверхности и загиба створки, что подтверждает исключение этого вида из состава рода *Aulacodiscus*. Характер ареолированности створок — собранные в пучки ряды ареол, разделенные гиалиновыми полосами, а также отсутствие на створках псевдонодуле не позволяют отнести этот вид и к роду *Actinocyclus*. Вместе с тем *Actinocyclus podolicus* имеет все диагностические признаки рода *Actinostephanos* Churs. (Хурсевич, 1989): отчетливо выраженные клиновидные пучки ареол, разделенные на наружной и внутренней поверхности створки гиалиновыми полосами, и двугубые выросты актиноциклюсового типа в основании гиалиновых полос. Эти признаки служат основанием для перенесения *A. podolicus* в род *Actinostephanos*. Ниже приведено описание вида с учетом новых данных по его морфологии.

Actinostephanos podolicus (Missuna) Kozyr. comb. nov. — *Aulacodiscus beringensis* Mann var. *Podolicus* Missuna, 1913, Сб. в честь 25-летн. науч. деят. В. И. Вернадского : 11, fig. 53. — *A. beringensis* var. *Molokischianus* Missuna, 1913, l. c.: 10, fig. 51. — *Actinocyclus* (?) *podolicus* (Missuna) Kozyr., Козыренко, 1959, Вестн. ЛГУ, табл. I, *4*, comb. inval.

Frustule discoid, cells solitary. Valves round, flat or slightly concentrically undulate, diameter 32—130 μm. Areolae loculate, with exsternal vela and internal foramina, in straight radial rows, 7—14 in 10 μm along the row. Rows of areolae arranget into clear wedge-like sectors (3—10 rows in a sector); all rows within one sector are parallel to the median longest row; 1—3 median rows reach the central area of the valve. Sectors are divided by hyaline rays on the outer valve face and on the inner side of the valve face (rays sometimes bear sparce areolae), 1—2 rays in 10 μm. Outer openings of the rimoportulae are located on the hyaline rays at the valve margin; on the inner side of the valve the rimoportulae are at the base of the each hyaline ray. Central area is small, round, hyaline or with few isolated areolae. Mantle is 3—5 μm high, with small areolae in the radial and decusate rows, 26—28 rows in 10 μm. Valve margin hyaline, narrow, 1—1.5 μm wide.

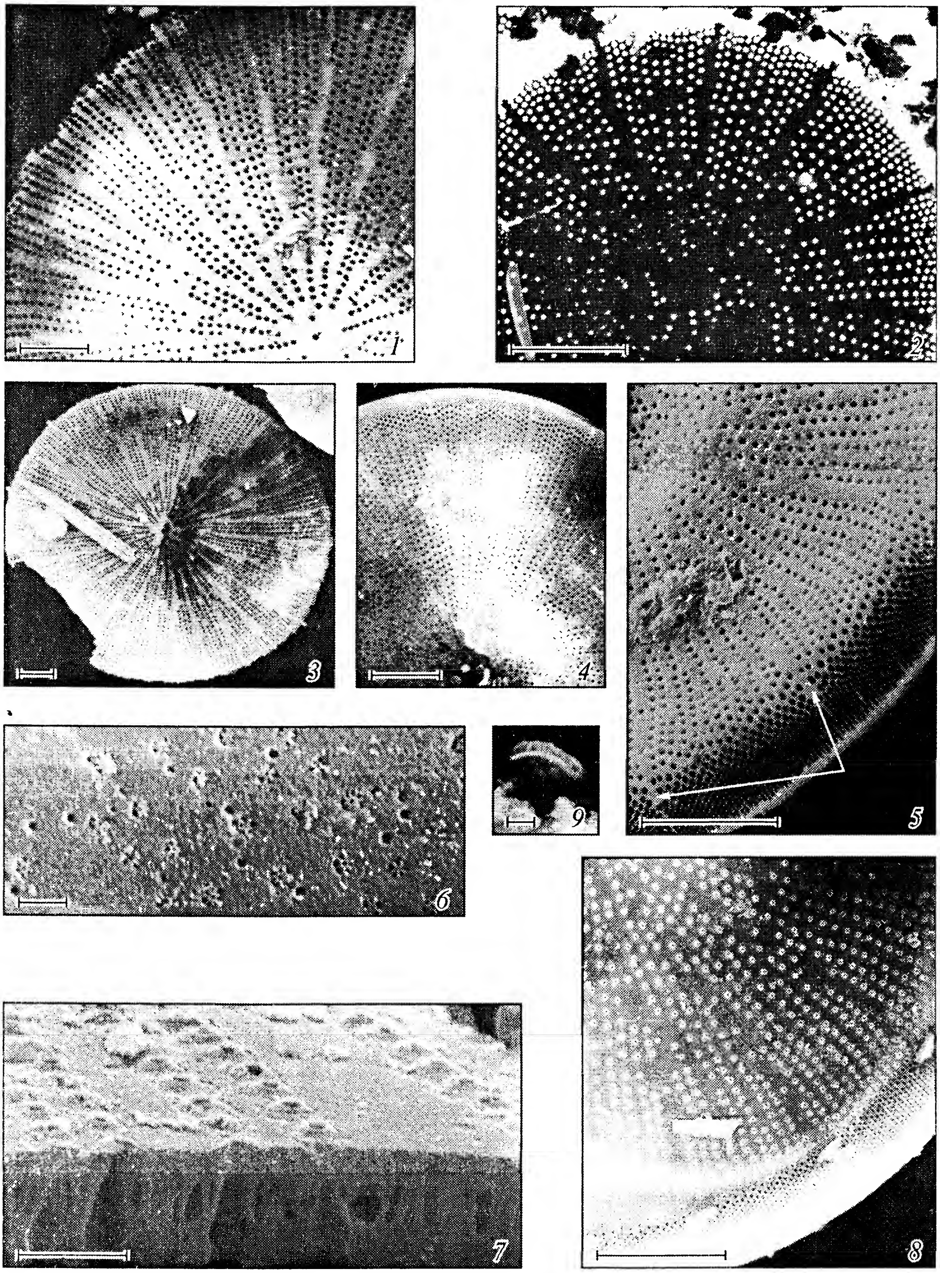
Holotype: Missuna, 1913, l. c., fig. 53. Slide locality is unknown.

Ecology and distribution: Brackish water and marine species, extinct. Miocene: Azerbaijan. Middle Sarmat: Russia (Krasnodarsky region), north-eastern Bulgaria, Moldavia, Ukraine (Zakarpatye, Zaporozhsky region, Crimea), Kazakhstan (Mangyshlak peninsula).

Панцирь дисковидный. Клетки одиночные. Створки круглые, плоские или слабо концентрически волнистые, со слабо вогнутой или выпуклой центральной частью, 32—130 мкм в диам. (см. рисунок, *1—4*). Стенки створок с буллулами (см. рисунок, *7*). Ареолы локулярные, с наружным велумом (см. рисунок, *6*) и внутренним фораменом, край которого конусовидно приподнят, с округлым отверстием в центре (см. рисунок, *7*). Прямые радиальные ряды ареол собраны в отчетливые клиновидные пучки, 3—10 рядов в пучке. В пучке ряды ареол параллельны длинному среднему ряду, боковые ряды ступенчато укорочены, центрального поля достигают 1—3 средних ряда, 7—14 ареол в ряду в 10 мкм. Пучки ареол на лицевой части створки разделены гиалиновыми полосами, 1—2 полосы в 10 мкм (см. рисунок, *1—3*), иногда с редкими ареолами на них; на наружной поверхности лицевой части гиалиновые полосы местами неравномерно утолщены (см. рисунок, *1*). На границе лицевой поверхности и загиба створки на гиалиновых полосах находятся наружные отверстия двугубых выростов (см. рисунок, *5*). На внутренней поверхности створок крупные двугубые выросты актиноциклюсового типа размещаются в основании каждой гиалиновой полосы (см. рисунок, *8*, *9*). Центральное поле небольшое, округлое, бесструктурное или с единичными изолированными ареолами. Загиб створки, 3—5 мкм выс., с мелкими ареолами в радиальных и косопересекающихся рядах, 26—28 рядов в 10 мкм (см. рисунок, *5*). Край створки узкий, 1—1.5 мкм шир., гиалиновый.

Голотип: Missuna, 1913, l. c., fig. 53. Местонахождение образца неизвестно.

Данный вид по структуре лицевой и внутренней поверхности створок очень близок к полиморфному *Actinostephanos matrensis* (Pant.) Churs., известному из миоценовых отложений северо-запада окраины Донбасса и Центральной Европы, в особенности к



Actinostephanos podolicus.

1 — СМ, *2* — ТЭМ, *3*—*9* — СЭМ. *1*—*6* — наружная поверхность створки: *1*, *2*, *4* — фрагменты лицевой части створки, *3* — створка, *5* — структура лицевой поверхности и загиба створки с наружными отверстиями двугубых выростов (стрелки), *6* — разрушенный велум; *7*—*9* — внутренняя поверхность створки: *7* — скол створки с буллулами в толще створки, *8* — структура загиба створки с двугубыми выростами на конце каждой гиалиновой полосы, *9* — двугубый вырост. Средний сармат, Молдавия. Масштабная линейка: *1*—*5*, *8* — 10 мкм; *7* — 2 мкм; *6*, *9* — 1 мкм.

тем его экземплярам, у которых пучки ареол сохраняют обособленность вплоть до центральной части створки (Хурсевич, l. с., табл. II, *б*). *A. podolicus* отличается от него в целом более крупными размерами створок, их более грубой ареолированностью (у *A. matrensis* диаметр равен 14—40 мкм, ареол 12—20 в 10 мкм) и главным образом постоянным присутствием длинных гиалиновых полос, достигающих центральной части створки.

Вымерший вид.

Миоцен: диатомовая свита — Азербайджан. Средний сармат. Россия — Краснодарский край (Таманский п-ов, р. Шибик). Вне России — северо-восточная Болгария, Молдавия (села Молокиш, Вережаны, Фырладены), Украина (Закарпатье, Запорожская обл., Крымский п-ов), Казахстан (п-ов Мангышлак).

Благодарности

Выражаю глубокую признательность Л. А. Карцевой и А. А. Улановой за микрофотографии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-49333).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Водопьян Н. С. Диатомовые водоросли из сарматских отложений Закарпатья // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 914—918.

Голубятников Д. В. Детальная геологическая карта Апшеронского полуострова. Биби-Эйбат // Тр. Геологич. комитета. Нов. сер. 1927. С. 106.

Козыренко Т. Ф. К диатомовой флоре верхнемиоценовых отложений степного Крыма. II // Вестн. ЛГУ. 1959. Сер. биол. № 21. С. 51—61.

Козыренко Т. Ф., Парамонова Н. П., Хондкариан С. О. О первой находке сарматской диатомовой флоры в Закаспии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 1. С. 42—50.

Николаев В. А. К методике приготовления препаратов диатомовых водорослей для светового и сканирующего микроскопов // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1677—1680.

Хурсевич Г. К. Новые данные о морфологии и систематическом положении *Stephanodiscus matrensis* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 487—489.

Шляпина Е. В. Диатомовые водоросли среднесарматских слоев Подолии. Рукопись. 1949. Фонды ВНИГРИ.

Mann A. Report on the diatoms of the Albatross voyages in the Pacific Ocean 1888—1904 // Contribs. U. S. Nat. Herb. 1907. Vol. 10. N 5. P. 221—419.

Missuna A. B. Beitrag zur Kenntniss der fossilen Diatomeen Südrusslands // Сб. в честь 25-летия науч. деятельности В. И. Вернадского. СПб., 1913. С. 2—37.

Temniskova-Topalova D. Sarmatian diatoms from the western parts of the Eastern Paratethys, Baltchik, North-Eastern Bulgaria // Acta Geol. Acad. Scient. Hungaricae. 1982. Vol. 25 (1—2). P. 65—84.

SUMMARY

New data on the morphology of *Actinocyclus* (?) *podolicus* are given. They allowed to adjust the species taxonomy and to transfer in into the *Actinostephanos*.

УДК 582.683.2 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 11

© А. Н. Беркутенко

О РОДЕ *BORODINIA* (*CRUCIFERAE*)

A. N. BERKUTENKO. ON THE GENUS *BORODINIA* (*CRUCIFERAE*)

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
Магадан

Поступила 05.04.2002
Окончательный вариант получен 15.04.2003

Монотипный род *Borodinia* N. Busch, описанный с Байкала, считался эндемиком Восточной Сибири и российского Дальнего Востока на протяжении 80 лет и был включен в различные Красные книги. Показаны тождество *B. tilingii* (Regel) Berkut. с описанным из Китая видом *Arabis alaschanica* Maxim. и принадлежность *Borodinia* к роду *Arabis*. Предложена комбинация *Arabis tilingii* (Regel) Berkut. comb. nova. Приведены примеры, демонстрирующие связи флор Северной и Центральной Азии.

Ключевые слова: *Cruciferae*, *Borodinia*, *Arabis alaschanica*, *Arabis tilingii*, Центральная Азия, Северная Азия, флора.

Род *Borodinia* N. Busch (Буш, 1921) был описан с п-ова Святой Нос на оз. Байкал как состоящий из одного вида *B. baicalensis* N. Busch (lectotypus (Berkutenko, hoc loco): Забайкальская обл., Баргузинский уезд, п-ов Святой Нос, берег Байкала, гольцы, 1200 м над ур. океана, песчано-галечниковый склон и трещины скал, часто, 22 V 1916 fl., 9 VI—16 fr imm., И. Ларин, Г. Каневский) (LE!).

Н. А. Буш (1921) отметил, что *B. baicalensis* «растет в пределах древнего Ангарского материка или первичного поднятия Азии, сложенного из архейских пород. В горах этой исконной суши Азии и выработались древние высокогорные роды и виды растений. Одним из реликтов древней высокогорной флоры и является наш новый род».

Через 35 лет после описания Бушем бородинии выяснилось, что ее ареал не ограничивается только гористым п-овом Святой Нос, отделенным от остальной суши узким низменным перешейком и представляющим, по мнению Буша (1921), «для многих растений, особенно высокогорных, каковым является и *Borodinia*, в биологическом смысле остров», но она также произрастает на северном и северо-западном берегу Байкала (Попов, 1956, 1957; Попов, Бусик, 1966). В 1964 г. бородинию нашли Л. И. Малышев и Ю. Н. Петроченко (1966) на хр. Кодар на Становом нагорье, т. е. она уже не являлась эндемиком п-ова Святой Нос и Байкальского хр.

С. С. Харкевич (1975) сообщил о находке *Borodinia* как о новом роде для советского Дальнего Востока. Она была найдена на хр. Джугджур в долине р. Лантарь в Аяно-Майском р-не Хабаровского края на высоте около 300 м над ур. м. в фазе зрелых плодов. Позднее этот вид был собран еще в 7 пунктах Аяно-Майского р-на (Харкевич и др., 1983).

Впоследствии выяснилось, что *Borodinia* еще в 1859 г. была описана как *Braya tilingii* Regel (Regel, Tiling, 1859) по сборам Тилинга с Аяна, на основании чего была предложена комбинация: *Borodinia tilingii* (Regel) Berkut. (Беркутенко, 1982). В Аяне бородинию собирали также в 1962 и 1965 гг. В. Н. Ворошилов (ошибочно была принята за *Parrya nudicaulis* (МНА!) и 1968 г. Ю. И. Манько (на ранней стадии развития густо опушенные экземпляры были определены как *Eritrichium jacuticum*) (VLA!).

Л. И. Малышев (1979) предполагал принадлежность бородинии к трибе *Mattioleae*, основываясь, видимо, на том, что произрастающая в Сибири *Mathiola superba* имеет буровато-желтые лепестки. Однако у бородинии нет признаков, которые бы позволяли отнести ее к этой трибе. Мною указывалось, что «положение ее в трибе *Arabideae* довольно естественно» (Беркутенко, 1982). Когда я это писала, я, к сожалению, не знала, что М. Г. Попов (1956), несмотря на известное ему утверждение Буша (1921) о том, что род *Borodinia* «совмещает в себе признаки самых различных и не родственных между собой tribus'ов», отметил, что «род *Borodinia* ближе всего стоит к роду *Arabis*, от которой отличается только ярко-желтыми лепестками». Но и Попову (1956) не удалось устоять перед сложившимся мнением о *Borodinia* как о родовом эндемике, так как далее следует такое заключение: «Хотя у *Borodinia* нет никаких особых выдающихся признаков, все же она стоит довольно обособленно и может считаться действительно особым родом».

В 2001 г. я имела возможность поработать в Гербарии Института ботаники в Пекине. Среди просматриваемого мною гербария по *Cruciferae* я обнаружила изотип *Arabis alaschanica* Maxim., который раньше не видела «*Arabis? alaschanica* m. sp. Pl. a N. M. Przewalski collectae Mongolia occidentalis, Mont. Alaschan 20 Juni/2 Juli 1873 Ic.: Enum. pl. Mong. N 106 tab. II, fig. 1—4» «Isotypus. III 1957, В. И. Грубов» (PE!) и автентик: «*Arabis alaschanica* Maxim. China borealis prov. Kansu orientalis, 7 Juni 1885 C. M. Potanin» (PE!). Я обратила внимание на сходство этого растения с *Borodinia tilingii*. К счастью, в Гербарии Института ботаники в Пекине оказался эксикатный лист *Borodinia tilingii* из сборов С. С. Харкевича и И. Б. Вышина: «277b *Borodinia tilingii* (Regel) Berkut. Chabarovsky territory, Ayano-Mayskiy district, headwater of Gorbi, right bank, podgoltzovy belt, cobbeled calcareous deposit among the groups of *Pinus pumila*, elfin woodland, rare. Legit S. S. Charkevich, I. Vishin 1979, VI, 7» (PE!). Сравнение показало, что *Arabis alaschanica* и *Borodinia tilingii* — это один и тот же вид.

Arabis alaschanica Maxim. была описана с Алашанского хр. в Китае (Внутренняя Монголия) (Maximowicz, 1880). К. И. Максимович отметил, что это редкое растение собрано им на мусоре среди старых китайских фанз. Вначале он сомневался, к какому роду отнести описанный вид, поскольку растение было собрано в цветущем состоянии и с очень незрелыми плодами, и поэтому указал его родовую принадлежность под вопросом как *Arabis*? *alaschanica*, обсудив при этом его отношение с *Cardamine*, *Sisymbrium*, *Eutrema*, *Smelowskia*, *Erysimum* и *Zerdana*. Однако, когда у него появился дополнительный материал в плодах из провинции Ганьсу: «Kansu monasterio Dshone, 7 Junii», он (Maximowicz, 1890) уже не сомневался в принадлежности описанного вида к роду *Arabis*: «under ad Arabidem pertinet».

Если сравнить описания *Arabis alaschanica* и *Borodinia baicalensis*, то они не противоречат одно другому, кроме окраски лепестков: *A. alaschanica* — белоцветковое растение, у *Borodinia* цветки желтые. Но Буш сам в природе растения не наблюдал, а описал новый род по гербарным образцам, которые пролежали 4—5 лет. Бородиния цветет в первой половине лета, экспедиции в горные районы приходились на более позднее время, поэтому ни М. Г. Попов, ни Л. И. Малышев, ни С. С. Харкевич не собирали цветущие растения. При высушивании белая окраска лепестков может измениться на желтую. Однако мне удалось отыскать среди гербарного материала, хранившегося под названием *Borodinia tilingii*, образец с лепестками, сохранившими белый цвет: «Байкал, западное побережье, между 53 и 55° с. ш., щебнисто-глинистые склоны выше границы леса на горе Анай, 16 VII 1928, В. Н. Сукачев, К. А. Рассадина, Н. А. Брызжев» (LE!). Эти растения были определены коллекторами как *Parrya nudicaulis* var. *glabra* (как известно, у *Parrya* лепестки белые или пурпурные), а затем переопределены А. И. Толмачевым как *B. baicalensis* и В. М. Доронькиным как *B. tilingii*.

Arabis alaschanica, которая, согласно описаниям, в том числе и во «Flora Reipublicae Popularis Sincae» (1987), в природе имеет белые лепестки, при высушивании может изменить их цвет на желтый, как например у следующего гербарного экземпляра: «Экспедиция П. К. Козлова в Центральную Азию, 1907—1909, № 53, Алашань, Алашаньский хр., ущ. Цубургань-гол, 28 V 1908, С. С. Четыркин» (LE!).

Становится понятным, почему Е. Регель (Regel, Tiling, 1859) отнес растения, собранные Тилингом в окрестностях пос. Аян, к роду *Braya*, поместив *Braya tilingii* после *Braya siliquosa* Bunge и не посчитал нужным указать окраску лепестков, поскольку в Северной Азии все виды рода *Braya* имеют белые или беловато-пурпурные лепестки. Лепестки присутствуют у типового образцы *Braya tilingii*, они грязновато-беловато-желтоватого цвета, но судить об их цвете в природе трудно, так как экземплярам почти 150 лет. По-видимому, Тилинг сообщил Регелю, что растения в живом виде были белоцветковые и собраны в районе, изобилующем карбонатными породами, а все *Braya* облигатные кальцефилы. Тилинг собрал растения в стадии незрелых плодов, и это вызывало у Регеля (как и у Максимовича в случае с *Arabis alaschanica*) некоторые колебания в отношении того, к какому роду отнести собранный вид. На этикетке одного из двух типовых образцов *Braya tilingii* зачеркнуто слово *Draba* и сверху написано *Braya*.

Растения, относившиеся ранее к *Borodinia tilingii*, изменчивы. При произрастании в горах, в трещинах скал, они имеют мощный каудекс. У растений с песчано-галечных склонов из лесного пояса или сухих лишайниковых горных тундр каудекс может быть совсем небольшим. Высота стеблей значительно увеличивается при плодоношении, что обычно для крестоцветных. В одной дернине стебли могут быть безлистными, а часть стеблей может быть с 1—2 листьями, наряду с цельнокрайними прикорневыми листьями встречаются выемчато-зубчатые. Опушение варьирует от густого, особенно на ранних стадиях развития, когда эти растения (без цветков и плодов) даже принимались за *Eritrichium*, до умеренного, из простых или простых и вильчатых волосков. На поздних стадиях развития растения могут быть голыми (характер опушения и его локализация в трибе *Arabideae* не имеют такого таксономического значения как, например, в роде *Draba*). Срединная жилка на плодах может быть хорошо выраженной или незаметной, причем это можно видеть в одной и той же дернине. То, что форма нектарных железок изменчива, отмечалось еще Бушем (1921, 1931). В незрелых плодах расположение семян кажется полудвурядным, но у хорошо вызревших плодов оно явно однорядное. Окрыленности семян, такой как у *Parrya*, за которую из-за больших размеров некоторых экземпляров часто принимали *Borodinia*, у нее нет; семена бородинии типичные для *Arabis*, неослизняющиеся, с краекорешковым зародышем, у полностью созревших семян крыло при основании семени превращается в узкую, едва заметную каемку («seminibus ... basi anguste alatis» (Maximowicz, 1890). Экологически этот вид тоже пластичен. Он встречается на известняках и на некарбонатных породах. Произрастает на гольцах и в лесном поясе, проявляя всюду свою принадлежность к ксерофитам.

Более детальное изучение цветков у гербарных образцов *Borodinia baicalensis* (включая и типовые) показало, что они не являются чисто желтыми, а у них наблюдаются переходы от беловатых до желтоватых и кремовых оттенков. Но если считать это следствием изменения окраски при высушивании и хранении, то Буш и Попов были правы, указывая желтые лепестки для *Borodinia*. Но мы не можем выделять вид, а тем более род, основываясь только на слабом отличии в окраске лепестков, если даже и допустить, что желтоцветковые формы существуют наряду с белоцветковыми. На Яблоневом перевале в 165 м к северу от Магадана мне доводилось наблюдать ярко-желтую окраску еще не раскрывшихся лепестков бутонов *Gorodkovia jakutica* из сем. *Cruciferae*. Полностью распустившиеся цветки этого вида белые или со слегка фиолетовым оттенком. По-видимому, такая изменчивость окраски лепестков в онтогенезе не является чем-то необычным в сем. *Cruciferae*.

Мною был изучен типовой материл по *A. alaschanica*: typus: «Pl. a N. M. Przewalski collectae *Arabis*? *alaschanica*» Maxim. Mongolia occidentalis Mont. Alaschan 20 Juni/2 Juli. 1873 pars media declivit. occid. in ruderatis circa domis chinensium rarium (LE); syntypus: «*Arabis alaschanica* mihi, Mongolia occidentalis, Mont. Alaschan, 25 Juni/7 Juli 1873 Ic.: Enum. pl. Mongol. N 106. Tab. II, fig. 1—4 (LE)», а также весь имеющийся в Институте ботаники в Пекине гербарный материал по этому виду. Характер изменчивости признаков у *A. alaschanica* такой же, как у растений относимых к *Borodinia*. Каких-либо признаков, указываемых монографами рода *Arabis*, которые бы не вписывались в характеристику этого рода, у *Borodinia* (в том числе и у типовых образцов) нет. Помимо формы лепестков и чашелистиков, рыльца, столбика, створок плодов, железок, строения семени, это касается и окраски лепестков. Буш (Буш, 1939), обработав род *Arabis* для «Флоры СССР», указывает в описании рода «лепестки белые, желтые или лиловые». В характеристике рода *Arabis*, данной монографом крестоцветных Северной Америки R. C. Rollins (1993): «лепестки от белых до темно-пурпурных, редко лимонно-желтые». Типом рода *Arabis* является аркто-альпийский вид *A. alpina* L., у которого, согласно Rollins (1993), лепестки могут быть от белых до интенсивно кремовых. Здесь же он замечает, что наличие или отсутствие опушения у видов рода *Arabis* не имеет таксономического значения.

Приведенный выше анализ изменчивости растений, относившихся ранее к роду *Borodinia*, показывает, что по всем признакам они принадлежат к роду *Arabis*, и их правильным названием является приводимая ниже комбинация:

Arabis tilingii (Regel) Berkutenko comb. nov. — *Braya tilingii* Regel, 1859, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 11 : 61. — *Arabis alaschanica* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 421; id., 1890, Тр. Петерб. бот. сада 11, 1 : 112; Cheo Tai-yien, 1987, in Fl. Reip. Pop. Sin. 33 : 261. — *Borodinia baicalensis* N. Busch. 1921, Бот. матер. Герб. Гл. бот. сада 2, 35 : 137; Н. Буш, 1931, Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 6 : 491. — *B. tilingii* (Regel) Berkutenko, 1982, Новости сист. высш. раст., 19 : 106; Беркутенко, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост., 3 : 103; Дороньkин, 1994, во Фл. Сиб. 7 : 90.

Typus: «Prope Ajan, in montibus et collibus sterilibus, legit Tiling v. s. Rgl.». (LE!).

Распространение *A. tilingii* в Сибири и на Дальнем Востоке России, помимо п-ова Святой Нос и горных хребтов на Байкале, охватывает Становое нагорье Аяно-Майский и Охотский районы Хабаровского края. Находка вида на отрогах Хамар-Дабана, нашедшая отражение в последнем издании «Красной книги Республики Бурятии» (2002), сокращает пробел между местами произрастания его в России и Китае.

Arabis tilingii за пределами России произрастает в следующих провинциях Китая: Ганьсу, Сычуан, Нингзия, Внутренняя Монголия. Возможно нахождение этого вида в Монголии, Якутии и Тыве.

Тождество *Borodinia tilingii* и *Arabis alaschanica* — это еще один, выявленный в сем. *Cruciferae*, пример связи флор Центральной и Северной Азии. Из провинции Ганьсу была описана *Megadenia pygmaea* Maxim., тождество которой с описанной с Восточного Саяна (180 км от Байкала) *M. bardunovii* M. Pop. и описанной с известняков горы Чандалаз в Приморье *M. speluncarum* Vorobiev, Woroshilov et Gorovoi, было показано мною ранее (Беркутенко, 1998). В этой же провинции Китая произрастает *Hedinia tibetica* (Thoms.) Ostenf., встречающаяся не только в Южной Сибири, но и на Чукотке (Беркутенко, 1999а).

Из других семейств такие связи проявляются, например, в роде *Rhododendron. R. adamsii* Rehd. в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Хохряков, Мазуренко, 1991). Указывается только для Восточной Сибири и Дальнего Востока (от Прибайкалья и Саян до Сахалина, всюду только на карбонатных породах), хотя он был уже известен и для Монголии (Грубов, 1982). К. И. Максимович (Maximowicz, 1870) указывает его под названием *R. fragrans* Maxim. для устья Лены, Охотска, Аяна, Байкала, Нуху-Дабана и др., а также Гималаев. Во «Флоре Тибета» (Flora Xizangica, 1986) *R. adamsii* Rehd. приведен как синоним *R. primulaeflorum* Bur. et Franch.И хотя номенклатура в данном случае представляется мне до конца не выясненной (Кузнецов, 1916), у меня нет сомнений, что виденные мною образцы *Rhododendron* с Камского нагорья «(Prov. Kam pars orientalis, 1893, G. N. Potanin (sub *R. anthopogon* Don.)» (LE)) не имеют отличий от произрастающих в Магаданской обл. и именуемых *R. adamsii* (Berkutenko, 1999). Другим ярким примером является описанная из провинции Ганьсу *Mannagettaea hummeli* H. Smith (*Orobanchaceae*), тождественность которой *M. ircutensis* M. Pop., описанной из Восточного Саяна, была выявлена И. М. Красноборовым (1975). Эндемизм наземной байкальской флоры, находящейся на пути трансазиатских миграций растений, заслуживает критического пересмотра (Беркутенко, 1999б). Приведу еще один пример. С п-ова Святой Нос на оз. Байкал была описана *Driba baicalensis* Tolm. (Толмачев, 1939), которая считалась вначале узким эндемиком, а затем была повторно описана с Североохотского побережья и среднего течения Колымы как *D. supravillosa* Khokhr. и с Юкона в Канаде как *D. yukonensis* Porsild (Беркутенко, 1997, 1999а). Произрастает этот вид также в Монголии и Тыве.

Представляется целесообразным привести перечень виденных мною гербарных образцов *Arabis tilingii* с территории России, поскольку под названиями *Borodinia baicalensis* N. Busch, *B. tilingii* (Regel) Berkut. этот вид приводится во всех общероссийских и региональных Красных книгах (Редкие..., 1980; Малышев и др., 1984; Малышев, 1988; Сапожникова, 2000).

Изученные образцы (specimina examinata): Становое нагорье, близ с. Чара, гора Зарод, в лесном поясе, 900 м над ур. м., на щебнистой некарбонатной осыпи, 19 VI 1964, Л. Малышев, Ю. Петроченко; там же, хр. Кодар, истоки р. Сакукана, в гольцовом поясе, 2100 м над ур. м., на сухом бугре из гравия, 9 VIII 1964, они же; там же, р. Апсат, в гольцовом поясе, 1900 м над ур. м., на сухих скалах мелкощебнистой осыпи, 23 VII 1964, они же; там же, хр. Баргузинский, левый приток р. Ульзыха — приток Баргузина, 1800—1900 м, ледниковый кар, участок лишайниковой тундры на щебнистом склоне, 31 VIII 1965, М. Иванова (IRK); там же, мыс Елохин, в гольцовом поясе, 1700 м, на щебнистом склоне, 21 VII 1967, Е. Титов, И. Слугин, В. Скворцов N 108 (IRK); Читинская обл., Каларский р-н, хр. Кодар, р. Средний Сакукан, у входа в мраморное ущелье, фрагменты дриадово-лишайниковой тундры, 15 VIII 2001, П. Куликов (Гербарий Института экологии растений и животных в Екатеринбурге); оз. Байкал, восточное побережье, между 53 и 55° с. ш. Чивыркуйские гольцы, перевал рек Гремячей и Ногралим, 31 VII 1928, В. Сукачев, К. Рассадина, Н. Брызжев; там же, перевал между р. Гремячей и ручьем Хоусаллал, 31 VII 1928, они же; Байкал, западное побережье, между 53 и 55° с. ш., щебнисто-глинистые склоны выше границы леса на горе Анай, 16 VII 1928, они же; там же, окрестности Онгурен, Голец Мендей, выше границы леса, 22 VII 1928, они же; Бурятская АССР, Забайкальская обл., Баргузинский уезд, берег оз. Байкал, п-ов Святой Нос, голец в верховье р. Балтая, на каменистой вершине среди камней, часто, 2 VI 1916, И. Ларин, Г. Каневский; там же, оз. Байкал, п-ов Святой Нос, водораздел рек Макарихи и Левый Маркозой, разнотравно-цетрариевые тундры, среди зарослей *Pinus pumila*, 22 VII 1961, В. Сипливинский, Л. Лагутская; там же, берег оз. Байкал, оз. Сор, голец в вершине р. М. Чиверкуя, на каменистом склоне в щелях камней, часто, 22 V 1916, И. Ларин, Г. Каневский; там же, оз. Байкал, Истоки р. Куркула, щебнистые осыпи вдоль стенок кара, 13 VII 1967, Т. Егорова, В. Сипливинский (все LE, кроме отмеченных IRK); Бурятия, Селемгинский р-н, ст. Сульфат, пос. Ягодный, отроги Хамар-Дабана, на гребне горы в камнях, 12 VI 1988, N 131а, А. Киселева (IRK).

Prope Ajan, legit Tiling. Fl. ajan. N 47, (sub nom. *Braya tilingii* Rgl.); Herb. Trautvetter «Draba» зачеркнуто, *Braya tilingii* Rgl. (Fl. ajan. N 47) Prope Ajan in montibus et collibus sterilibus legit Tiling, v. s. Rgl. (typus); Хабаровский край, Аян, 8 VII 1962, № 11080; 2 VIII 1965, № 12441, В. Н. Ворошилов (sub *Parrya nudicaulis* (L.) Regel) (MHA).

Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, хр. Кондер, 870 м, по гребню, среди травянисто-кустарниковых группировок, 1 VII 1968, Ю. И. Манько; там же, долина р. Лантарь, монтерский пункт «Дуркино», подножие хр. Джугджур, на сухих щебенчатых осыпях безлесного склона, покрытого пятнами кедрового стланика, 15 IX 1973, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч; там же, хр. Джугджур, бассейн р. Лантарь, Мамаевский ключ, скалистый участок у ручья, среди зарослей *Betula lanata*, на выходах анартозита, редко, 24 VII 1979, С. С. Харкевич, И. Вышин; там же, верхнее течение р. Горби, ниже лагеря, подгольцовый пояс, седловина, мелкощебнистые россыпи, плато, 21 VI 1979, они же; там же, голец Облачный (130 км западнее с. Нелькан), незадернованный участок на седловине на высоте около 1200 м над ур. м., 5 VIII 1978, Г. Яшенкова, В. Якубов; там же, хр. Кондер, внешнее кольцо, гольцовый пояс, на выс. 850 м над ур. м., среди камней, редко, 5 VI 1979, С. С. Харкевич, И. Вышин; там же, окрестности с. Аян, на выс. около 200 м над ур. м., вершина сопки, незадернованный мелкощебнистый участок, единично, 20 VII 1979, они же; Охотский р-н, верхнее течение р. Турманджи (правого притока р. Ульи), каменистые россыпи на верхнем пределе леса, 28 VII 1973, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч: — все VLA.

Благодарности

Выражаю благодарность директору Гербария Института ботаники Китайской академии наук доктору Qin Hai Ning за предоставленное мне право поработать с коллекциями, несмотря на национальный праздник, аспирантке этого института Zhu Shixin за перевод описания *Arabis alaschanica* с китайского языка в «Flora Reipublicae Popularis Sinicae», Н. В. Власовой за присылку перечня гербарных этикеток по *Borodinia* из Центрального сибирского ботанического сада, А. К. Скворцову и Ю. П. Кожевникову за обсуждение рукописи статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беркутенко А. Н. Что такое *Braya tilingii* Regel (*Brassicaceae*)? // Новости сист. высш. раст. 1982. Т. 19. С. 105—106.

Беркутенко А. Н. Крестоцветные (*Cruciferae*) Берингии (критический обзор, генетические связи). Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1997. 57 с.

Беркутенко А. Н. О роде *Megadenia* Maxim. // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 69—72.

Беркутенко А. Н. Центральноазиатские и южносибирские связи в семействе крестоцветных (*Cruciferae*) Берингии // Наука на Северо-Востоке. (К 275-летию Российской Академии наук), СВНЦ ДВО РАН, Магадан, 1999а. С. 216—225.

Беркутенко А. Н. Высок ли эндемизм наземной флоры Байкальского региона? // Матер. Междунар. конф. «Разнообразие растит. покрова Байкальского региона». Улан-Удэ, 1999б. С. 85.

Буш Н. А. De genere *Cruciferarum* novo *Borodinia* N. Busch // Бот. матер. Герб. Главн. Бот. сада. 1921. Т. 2. Вып. 35. С. 137—141.

Буш Н. А. Род *Borodinia* N. Busch // Флора Сибири и Дальнего Востока. Л., 1931. Вып. 6. С. 491—494.

Буш Н. А. Род *Arabis* L. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 328—332.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 441 с.

Красная книга Республики Бурятия. Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск, 2002. 340 с.

Красноборов И. М. О роде *Mannagettaea* H. Smith (*Orobanchaceae*) в СССР // Новости сист. высш. раст. Л., 1975. Т. 12. С. 248—250.

Кузнецов И. Б. Флора Азиатской России. Пг., 1916. Вып. 9. 81 с.

Малышев Л. И. Эндемизм в высокогорных флорах Северной Азии // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 457—467.

Малышев Л. И. Бородиния Тилинга // Красная книга РСФСР. М., 1988. С. 96—97.

Малышев Л. И., Петроченко Ю. Н. Новые и редкие растения со Станового нагорья // Новости сист. высш. раст. 1966. С. 249—256.

Малышев Л. И., Никитина С. В., Соболевская К. А. Бородиния байкальская // Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. С. 110.

Попов М. Г. Эндемизм во флоре побережий Байкала и его происхождение // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М., Л. 1956. С. 442—462.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. 555 с.

Попов М. Г., Бусик В. В. Конспект флоры побережий озера Байкал. М.; Л., 1966. 215 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 223 с.

Сапожникова Т. Г. Бородиния Тилинга // Красная книга Хабаровского края. Хабаровск, 2000. С. 36—37.

Толмачев А. И. Draba L. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 371—454.

Харкевич С. С., Borodinia N. Busch — новый род для советского Дальнего Востока (*Brassicaceae*) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 8. С. 1188—1190.

Харкевич С. С., Буч Т. Г., Якубов В. В., Яшенкова Т. Ф. Материалы к изучению флоры Аяно-Майского района Хабаровского края // Новости сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 203—209.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Род *Rhododendron* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 128—137.

Berkutenko A. N. Floristic connections of Tibet and Himalayas with North Asia // XVI Intern. Bot. Congr. Abstracts. St. Louis, 1999. N 1016.

Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing, 1987. Vol. 33. 483 p.

Flora Xizangica. Beijing, 1986. Vol. 3. 1046 p.

Maximowicz K. I. Rhododendreae Asiae orientalis // Mém. Acad. Sci. Petersb. VII serie. 1870. T. 16, 9. 50 p.

Maximowicz K. I. Diagnosorum plantarum novarum asiaticarum // Bull. Acad. Sci. Petersb. 1880. T. 26. P. 450—542.

Maximowicz K. I. Enumeration plantarum hicusque in Mongolia. Petropoli, 1889. Fasc. 1. 140 p.

Maximowicz K. I. Plantae Chinensis Potaninae // Тр. Петерб. бот. сада. 1890. Т. 11. № 1. 112 p.

Regel E., Tiling H. Florula ajanensis // Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 1859. T. 11. 128 p.

Rollins R. C. The *Cruciferae* of Continental North America. Stanford, 1993. 976 p.

SUMMARY

The monotypic genus *Borodinia* N. Busch was described from Baikal Lake area and considered as endemic to the Eastern Siberia and the Russian Far East during 80 years. It was included in different Red Data Books. The identity of *B. tilingii* (Regel) Berkut. with *Arabis alaschanica* Maxim. described from China, is shown. The new nomenclatural combination *Arabis tilingii* (Regel) Berkut. comb. nova is made. The list of examined herbarium specimens from Russia is given. Some examples demonstrating relations of the floras of the Northern and Central Asia are presented.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 069.51 : 582

© В. А. Бубырева,[1] В. В. Бялт,[2] Л. В. Орлова[3]

ЭДУАРД ЭММАНУИЛОВИЧ ЛИНДЕМАНН И ЕГО КОЛЛЕКЦИЯ В ГЕРБАРИИ КАФЕДРЫ БОТАНИКИ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА (LECB)

V. A. BUBYREVA, V. V. BYALT, L. V. ORLOVA. EDUARD LINDEMANN AND HIS COLLECTION IN THE HERBARIUM OF BOTANICAL DEPARTMENT OF ST. PETERSBURG STATE UNIVERSITY (LECB)

[1] Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7
E-mail: bubyreva@mail.ru
[2, 3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: byalt@herb.bin.ras.spb.ru; orlova@herb.bin.ras.spb.ru

Поступила 25.04.2003
Окончательный вариант получен 21.05.2003

Представлены результаты изучения коллекции гербарных образцов Э. Э. Линдеманна, хранящейся в Гербарии кафедры ботаники С.-Петербургского государственного университета (LECB). Приводятся биографические сведения о Линдеманне. Рассматривается история создания его коллекции, ее состав и современное состояние. Основная часть гербария Линдеманна (около 200 тыс. образцов) хранится в Гербарии СПбГУ (LECB). Основа собрания была заложена его отцом Эммануилом Линдеманном и в ней содержатся уникальные образцы, собранные 844 коллекторами по всему земному шару и присланные Линдеманнам по обмену известнейшими ботаниками XIX в. Среди наиболее интересных образцов можно назвать образцы, собранные C. Bauhin, J. Breyn и A. Clegero (XVII в.), C. Thunberg, П. С. Палласом (XVIII в.), C. Willdenow, Ф. А. Маршаллом фон Биберштейном, X. Стевеном, E. Boissier, J. D. Hooker (XIX в.) и многими другими. К настоящему времени выявлено около 150 типовых образцов, но реальное число их значительно больше.

Ключевые слова: гербарий, история ботанических коллекций, Э. Э. Линдеманн, биография, коллекционеры, коллекторы, типы.

Эдуард Эммануилович (Эдуард Богданович) Линдеманн родился в г. Митаве (ныне — Елгава, Латвия) 13 июня 1825 г., умер 7 (или 9) июля 1900 г. (вторая дата встречается чаще) в г. Кишиневе. В 1847 г. он окончил Петербургскую медико-хирургическую академию. В то время Ботаническим кабинетом (так тогда называлась кафедра ботаники Медико-хирургической академии) заведовал замечательный ботаник — П. Ф. Горянинов (1796—1865), читавший ботанику по собственному руководству (подобно тому как читались тогда в Академии профессорские курсы зоологии и минералогии) (Lindemann, 1866). Его помощником по кабинету стал с 1846 года доктор Ф. И. Вейссе (1792—1869), который в 1851 г. сменил П. Ф. Горянинова на кафедре. Студенты занимались изучением растений по учебному гербарию (в 1848 г. он содержал около 10 000 видов), совершали экскурсии в природу и в собственный ботанический сад Медико-хирургической академии с оранжереями (Бородин, 1898; Зеленецкий, 1901). В тот период связь между ботаникой и медициной была очень тесной (Рупрехт, 1865). Ботаника составляла важную часть программы обучения студентов-медиков, и поэтому многие выпускники становились ботаниками. Так и Линдеманн — медик по образованию и военный врач по профессии — стал известным ботаником, систематиком и знатоком русской флоры. После окончания академии Линдеманн долгие годы был гарнизонным военным врачом. Места, где проходила его служба, а значит, и ботанические исследования, охватили 29 губерний европейской части Российской Империи: Курляндскую, Лифляндскую, Эстляндскую, Петербургскую, Новгородскую, Тверскую, Московскую, Тульскую, Витебскую, Ковенскую, Виленскую, 5 губерний Царства Польского (Августовскую, Ломжинскую, Варшавскую, Радомскую, Люблинскую), Волынскую, Подольскую, Киевскую, Полтавскую, Харьковскую, Орловскую, но главным образом Гродненскую, Минскую, Могилевскую, Черниговскую, Курскую, Херсонскую и Бессарабскую. Последняя была наиболее обстоятельно исследована, так как Линдеманн поселился здесь после выхода в отставку и жил до самой кончины.

Мы не будем останавливаться на послужном списке Линдеманна, его приводит Х. Я. Гоби (Гоби, 1900), но подробнее осветим его коллекционную деятельность. Где бы ни служил Линдеманн, он везде собирал гербарий, тщательно определял и изучал растения. Исследованию русской флоры Линдеманн посвятил 53 года жизни. Им было напечатано 19 научных работ, из них больше половины — серьезные флористические сводки (Lindemann, 1847a, 1847b; 1850, 1860, 1865b, 1867a, b, 1868, 1872a—c, 1875, 1880a, b, 1881—1882, Линдеманн, 1868). Имеются у него и исследования, посвященные вопросам систематики и биологии цветковых растений (Lindemann, 1859, 1865a, Зеленецкий, 1901). Труды Линдеманна в области ботаники были высоко оценены. По данным Х. Я. Гоби (Гоби, 1900), естественно-исторические общества России и многие иностранные академии и общества избрали его своим почетным или действительным членом. Новороссийский университет в г. Одессе, желая ознаменовать 40-летнюю непрерывную и плодотворную научную деятельность Линдеманна, в 1877 г. присудил ему степень доктора ботаники «honoris causa», а Новороссийское общество естествоиспытателей (г. Одесса) в 1855 г. избрало его своим почетным членом (Маркевич, 1890). В 1873 г. Санкт-Петербургское общество естествоиспытателей также приняло Линдеманна в свои действительные члены (Обзор..., 1893). Именем Э. Э. Линдеманна названы *Cytisus lindemannii* V. Krecz. и *Sclerantus lindemannii* Reichenb.

Начало ботанической коллекции Эдуарда Линдеманна было положено в 1814 г. его отцом — Эммануилом Линдеманном. Уже к 1845 г. численность гербария составляла 13 500 видов (Зеленецкий, 1901), а по мнению самого Э. Э. Линдеманна, достигала 13 000 (Lindemann, 1884).

Эммануил Линдеманн (1795—1845) сочетал ботаника (флориста) и энтомолога в одном лице. В 1814—1819 гг. он учился в Дерптском университете. В 1822—1845 гг. преподавал древние языки и естественную историю в Митавской гимназии, не переставая при этом изучать природу родного края. В 1839 г. совместно с J. G. Fleischer он издал флору Восточной Прибалтики (Fleischer, Lindemann, 1839). По-видимому, как энтомолог он пользовался известностью, потому что в его честь названо насекомое из отряда двукрылых: Taebina lindemannii Gimmerthal.

Эммануил Линдеманн имел трех сыновей, из которых Э. Э. Линдеманн был младшим. В 1845 г. он унаследовал отцовский гербарий. По-видимому, братья не увлекались ботаникой в той степени, как Эдуард, и на него не претендовали, хотя мы знаем, что в гербарии имелись и их сборы (123 листа, собранные Густавом, и 460 — Юлиусом).

Благодаря сборам самого Эдуарда Линдеманна и его обширному обмену количество видов быстро удвоилось. К 1884 г. гербарий состоял из 312 папок, заключавшие в себе до 25 640 каталогизированных видов, до 62 000 номеров и до 200 000 экземпляров (Зеленецкий, 1901). По данным Гоби (Гоби, 1900), гербарий был распределен в 298 картонных коробках. В своем последнем сообщении о гербарии Линдеманн (Lindemann, 1884) распределил число видов в своем гербарии по регионам: Европа (6500), Азия (3874), Африка (1673), Америка (1556), Австралия и Полинезия (294). Внутри каждого крупного региона выделен ряд более мелких подразделений, для которых приведена особая нумерация. Число же видов, полученных из различных (13 русских и 20 европейских) ботанических садов, в том числе из С.-Петербургского, Берлинского, Дерптского, Митавского, Варшавского и Бреславского, достигало 8317. Эти цифры красноречиво говорят о богатстве и обширности гербария Линдеманна. Несомненно, его гербарий представляет большой научный и исторический интерес. В нем находятся весьма хорошо сохранившиеся растения второй половины XVIII в., собранные J. Breyn и Andrea Clegero. Например, нам удалось обнаружить гербарный образец из Южной Африки (мыс Доброй Надежды) — *Stachytarpheta* (*Verbenaceae*) Брейна со следующей этикеткой: «*Vermicularia athiopica* Breyn, arborescens longifolia floribus in summitatae spicatis, nobis. Ex Promontorio Bonae Spei ubi oritur, accepi Anno 1681 Breyn». Поскольку на труды Breyn ссылается К. Линней (Linnaeus, 1753), то ценность его образцов значительно возрастает. Мы ничего не знаем о личности Andrea Clegero, но есть основания предполагать, что гербарные образцы, собранные им в 1688 г. в Японии, были первыми, доставленными в Европу с Японских островов! (рис. 1).

В гербарии Линдеманна имеется значительное количество редких, оригинальных и автентичных экземпляров растений, собранных различными ботаниками — систематиками и флористами (рис. 2—3).

В пополнении этого гербария принимали участие 844 ботаника и коллектора (а по мнению С. Ю. Липшица (Русские ботаники, 1952) и Гоби (Гоби, 1900) — даже 893 ботаника). Разночтения в числе ботаников, чьи сборы послужили основой для коллекции Линдеманна, возможно, объясняются тем, что авторы пользовались разными источниками. Для Липшица (Русские ботаники, 1952) это было четвертое сообщение Линдеманна о своей коллекции (Lindemann, 1884), где в основном списке упоминается 822 коллектора. Однако в конце своей статьи Линдеманн приводит дополнения списка ботаников: в нем еще 22 имени. Таким образом, список увеличивается до 844. Каким источником пользовался Х. Я. Гоби, нам неизвестно. Возможно, он воспользовался неким окончательным списком коллекторов, прилагавшимся к гербарию Линдеманна и который до нас не дошел. Мы приводим имена лишь некоторых из этих коллекторов: P. F. Ascherson (1834—1913), C. Bauhin (1560—1624), E. Boissier (1810—1885), V. Borbas (1844—1905), H. Cuming (1791—1865), A. P. de Candolle (1778—1841), J. Forster (1754—1794), W. Hooker (1785—1865), V. Janka (1837—1890), L. Riedel (1790—1861), G. Schimper (1804—1878), V. Tineo (1791—1856), A. Todaro (1818—1892), R. Visiani (1800—1878) и многие другие. Что касается русской флоры, то экземпляры растений были присланы Линдеманну многими выдающимися российскими ботаниками. В коллекции имеются образцы В. Бессера (1784—1842), А. А. Бунге (1803—1890), И. Гмелина (1709—1755), Р. Гогенакера (1798—1872), Г. С. Карелина (1801—1872), И. П. Кирилова (1822—1842), С. Крашенинникова (1713—1755), К. Ледебура (1785—1851), Р. К. Маака (1825—1886), К. Ф. Мейнсгаузена (1819—1899), К. А. Мейера (1795—1855), А. Д. Нордманна (1803—1866), П. Палласа (1741—1811), Х. Х. Стевена (1781—1863), Н. С. Турчанинова (1793—1863), А. И. Шренка (1815—1876) и др. Весь список коллекторов, чьи сборы вошли в состав коллекции Линдеманна, опубликован в 1884 г. (Lindemann, 1884). Однако следует отметить, что и позже (вплоть до 1892 г.) коллекция пополнялась, поэтому в ней встречаются сборы и других ботаников, отсутствующих в списках. Например, М. Я. Акинфиева (1851—1919), не указанного в реестре 1884 г.

Отметим, что Линдеманн хорошо понимал ценность своей коллекции и опубликовал о ней 4 сообщения (Lindemann, 1863, 1871, 1872d, 1884, 1885). В трех из них (Lindemann, 1863, 1872d, 1884) дается список ботаников, сборы которых составляли на тот момент коллекцию. По ним можно проследить, как менялось и пополнялось собрание: в первом списке — 184 коллектора, во втором — 491, в последнем — 844. Ниже мы приводим краткую сравнительную таблицу поступления гербарных образцов некоторых коллекторов, из которой видно, что Линдеманн поддерживал обширный обмен с другими ботаниками. Только за 24 года коллекционной деятельности Линдеманн отослал и получил взамен около 20 000 листов. Также можно установить приблизительное время, когда он получал те или иные образцы. Мы приводим сравнительные данные о том, как пополнялась коллекция (см. таблицу).

Кроме сосудистых растений, в коллекцию Линдеманна входят образцы мхов, лишайников, водорослей и грибов. Все они хорошо этикетированы и ожидают изучения и внимания специалистов.

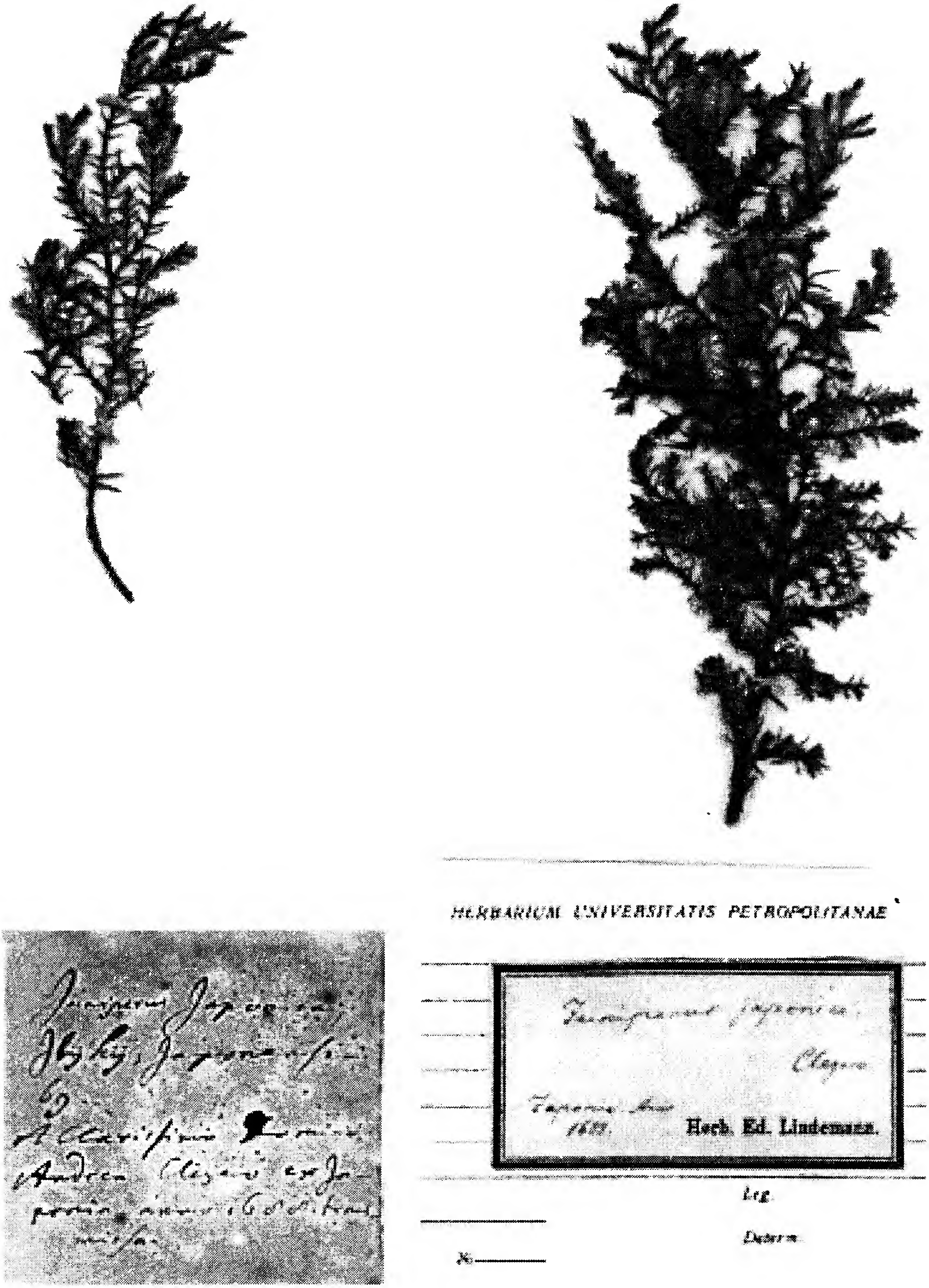
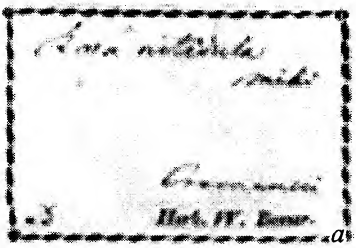
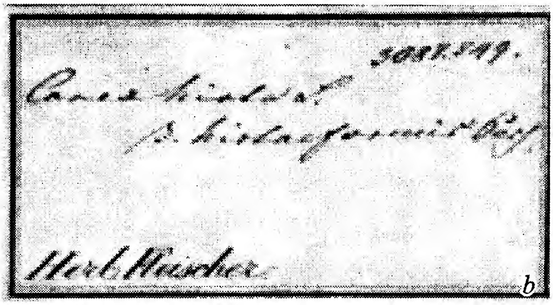


Рис. 1. Гербарный образец A. Clegero, собранный в Японии.



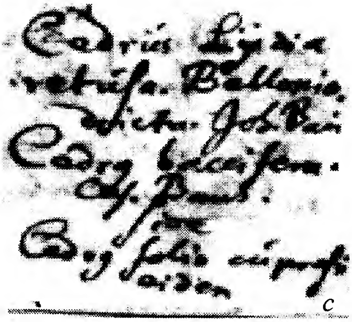
Herb. W. Besser

W. Besser (1784–1842)

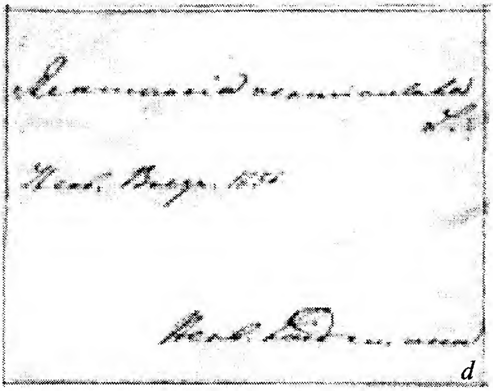


Herb. Fleischer

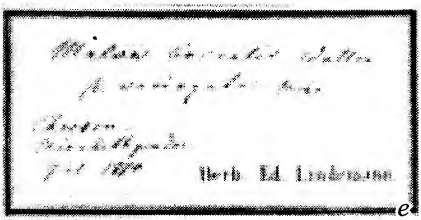
F. Fleischer (1801–1878)
(рука Э. Линдеманна)



J. Breyne (1637–1697)



J. Breyne (1637–1697) (рука Э. Линдеманна)



Herb. Ed. Lindemann

Э. Э. Линдеманн (1825–1900)

Herb. Lindemann

C. Thunberg (1743–1822) (рука Э. Линдеманна)

Рис. 2. Этикетки с образцов, собранных известными ботаниками XVII—XIX вв.

a — W. Besser (1784—1842); *b* — F. Fleischer (1801—1878); *c*, *d* — J. Breyne (1637—1697); *e* — Э. Э. Линдеманн (1825—1900); *f* — C. Thunberg (1743—1822).

Имеются данные, что кроме основного обширного гербария, Линдеманн составил еще и специальный медицинский гербарий, состоявший из 30 видов лекарственных трав, применяемых в научной и народной медицине (Гоби, 1900). Его местонахождение в настоящее время неизвестно, возможно, он вошел в основную коллекцию.

Укажем на некоторые неточности, связанные с Э. Э. Линдеманном. Первая относится к его биографии. Известный библиограф И. М. Кауфман (Кауфман, 1955) соединяет биографии двух разных Линдеманнов: Эдуарда Эммануиловича — ботаника и медика, и Эдуарда Эдуардовича — астронома (1842—1897). Другая касается места хранения гербария Линдеманна. В известной сводке F. Stafleu и R. Cowan (Stafleu, Co-

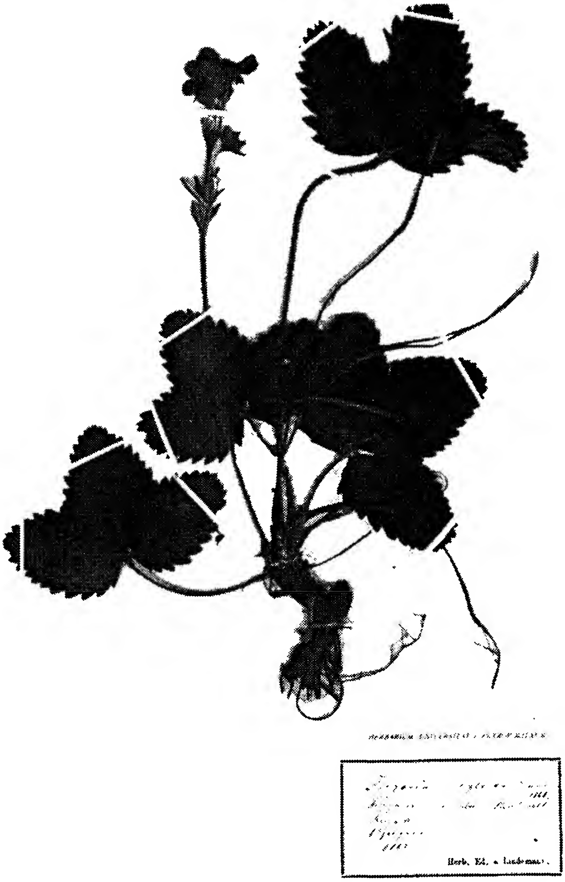


Рис. 3. Типовой образец вида *Fragaria neglecta*, описанного Э. Линдеманном.

wan, 1981) сообщается, что гербарий и отца, и сына Линдеманнов хранится в основном в Гербарии Ботанического института РАН (LE) в С.-Петербурге. В «Index Herbariorum» (1972), посвященном коллекторам, приводится следующая информация:

«Eduard von (Eduard Emanuilovich) (1825—1900)
Herbarium (mainly USSR): MW (+10610).
Europe: BR (810 Ph.)
USSR: Crimea, Volhynia: W (Orch.), Z?
—: Elisabethgrad: LE (r. 1875; 850)
— —, Emanuel von (1795—1845)
Herbarium: MW.
— —, Gustav von (1820—x)
S. USSR (1862—1866): MW.
— —, Julius von (1820—67)
USSR (+1843—44): MW».

Как видно из цитированной справки, Гербарий кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета в ней не указан. Мы надеемся, что наша статья внесет ясность в этот вопрос. Нами были отправлены запросы во все Гербарии, указанные в «Index Herbariorum» (1972) как места хранения гербарных образцов семьи Линдеманнов. Из Гербария Московского государственного университета (MW) нам сообщили, что в их фондах хранятся монтированные образцы, собранные Линдеманном в окрестностях г. Корочи (тогда Курская губерния, ныне Белгородская обл.).

Число листов, принадлежащих каждому из коллекторов

Коллекторы	Годы			Коллекторы	Годы		
	1863	1872	1884		1863	1872	1884
Ambrosi F.	—	2	2	Kirilov J.	—	200	200
Besser W.	843	800	870	Kolenati F.	10	10	12
Bauhin C.	1	1	1	Kraschenínnikow S.	1	1	1
Breyn J.	36	36	36	Ledebour C.	674	600	600
Bongard H.	23	25	25	Marschall von Bieberstein F.	112	143	143
Buhse F.	107	800	946				
Chamisso A.	16	19	319	Merklin C.	—	—	30
Clegero A.	1	1	1	Mertens C.	16	16	18
Cuming H.	—	—	105	Meyer C.	162	232	247
Ecklon Ch.	3	1	6	Pallas P.	154	154	154
Eichwald Ed.	300	200	200	Reichenbach L.	1400	1435	1520
Eschscholtz J.	526	530	530	Riedel L.	106	106	200
Fleischer J.	3200	3000	3000	Rudolph J.	181	108	108
Forster J.	3	4	4	Sieber F.	1	7	8
Henning J.	550	360	300	Schimper G.	—	2	500
Hohenacker R.	162	175	958	Steven Ch.	57	59	370
Gmelin J.	18	20	20	Thunberg C.	—	15	15
Janka V.	—	3	112	Zeyher C.	—	124	134
Karelin G.	—	200	210	Weinmann J.	386	380	380

Это сборы 1862—1863 гг. О их количестве говорить весьма затруднительно. Сведений о гербарии, собранном его братьями, в MW вообще нет. Что касается наличия образцов Линдеманна в Гербарии Ботанического института (LE) им. В. Л. Комарова, то нам удалось найти единственное документальное подтверждение (Липский, 1908), свидетельствующее, что Линдеманн передал 85 листов, собранных в окрестностях г. Елисаветграда (теперь — Кировоград, Украина) в 1875 г. Из Института ботаники в Цюрихе (Z) ответили, что пока следов гербария Линдеманна не найдено. Некоторые материалы имеются в Национальном ботаническом саду в Брюсселе (BR). Однако они очень небольшие и о их происхождении данные в архиве отсутствуют, как и каталог этой коллекции. В Венском музее естественной истории (W) наличие у них каких-либо сборов Э. Э. Линдеманна не подтвердили.

По данным Зеленецкого (1901), часть дублетов своего гербария (50 папок, заключавших в себе до 6500 видов) и часть своей обширной библиотеки Линдеманн завещал ботанической лаборатории Новороссийского университета (теперь Одесский университет). В то время хранителем Ботанического кабинета Новороссийского университета как раз и был Николай Михайлович Зеленецкий (Маркевич, 1890). Мы запрашивали Одесский университет о судьбе этого дара, но ответа не получили.

В 1892 г. основной гербарий был приобретен у Линдеманна за 5000 рублей Министерством народного просвещения и передан Ботаническому кабинету Петербургского университета (Гоби, 1900). В настоящее время он находится в Гербарии СПбГУ (LECB). Необходимо отметить, что по прошествии 110 лет гербарий сохранился в том же виде, как и был получен от Линдеманна, и практически не изучался специалистами. К настоящему времени нам удалось обнаружить только рукописные пометки Роберта Регеля на некоторых образцах из сем. *Tamaricaceae*.

Растения не монтированы и в основном они хранятся между листами сероватой рыхлой бумаги в общих видовых и родовых рубашках. Семейства разложены по системе Декандоля в зеленые картонные папки с тесемками. Все папки и рубашки подписаны и пронумерованы. Кроме того, гербарий имеет особый рукописный алфавитный указатель (по родам), написанный самим Линдеманном, по которому весьма легко можно найти тот или иной род растений, значащийся в нем под известным номером.

В этом рукописном каталоге, датированном 1876 г., после многочисленных исправлений и дополнений, сделанных самим Линдеманном, окончательное число коллекторов, сборы которых составили эту коллекцию, является 825.

В заключение мы хотели бы подчеркнуть, что в настоящее время почти весь гербарий Э. Э. Линдеманна сосредоточен в Гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета, и наряду с гербарием Г. П. Бонгарда составляет его гордость. Только предварительный просмотр коллекции Линдеманна позволил выявить около 150 типовых (прежде всего синтипов и изотипов) образцов растений, в настоящее время включенных в коллекцию типов Гербария кафедры ботаники СПбГУ (LECB). Особенно ценными являются типовые образцы таксонов, описанных самим Линдеманном, таких как *Convolvulus quinquelobus* Lindem. (Lindemann, 1850), *Cytisus communis* Lindem. (Lindemann, 1867b), *C. unibracteatus* Lindem. (Lindemann, 1850), *Fragaria neglecta* Lindem. (Lindemann, 1865c), а также многочисленных разновидностей и форм. Необходимо указать, что, по-видимому, все или бóльшая часть типовых образцов видов и разновидностей, описанных Линдеманном, хранится в СПбГУ (LECB). Образцы в других указанных выше Гербариях, если они будут обнаружены, следует считать дубликатами.

Линдеманн, оторванный из-за служебной деятельности от центров русской и мировой научной жизни, был лишен возможности общения с учеными-ботаниками. Он заменил личное общение постоянной и обширной перепиской с выдающимися европейскими и русскими ботаниками — систематиками и флористами. Составил собственную богатую и обширную библиотеку. Собранный им гербарий по количеству, разнообразию, редкости и ценности находящихся в нем растений, может быть поставлен в ряд с самыми богатыми и ценными именными гербариями мира (такими как гербарий Н. Турчанинова и В. Бессера в Киеве (KW), К. Вильденова в Берлине (B-Willd.), Е. Буасье в Женеве (G-Boiss.) и т. п.).

Несомненно, коллекция Линдеманна представляет большой интерес как с исторической точки зрения, так и с научной. Последующая работа с этой коллекцией позволит выявить типовые образцы из самых разных групп растений, а также открыть имена новых коллекторов.

Благодарности

Авторы искренне благодарны А. К. Сытину за просмотр рукописи и критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бородин И. П. Исторический очерк кафедры ботаники в Императорской военно-медицинской академии (1798—1898). СПб., 1898. 40 с.

Гоби X. Я. Э. Э. Линдеманн. Некролог // Тр. Петерб. общ-ва естествоисп. 1900. Т. 31. № 1. Протоколы заседаний 5. С. 224—227.

Зеленецкий Н. Эдуард Эммануилович Линдеманн как ботаник-систематик и флорист // Зап. Новорос. общ-ва естествоисп. 1901. Т. 24. Вып. 1. С. 1—12.

Кауфман И. М. Русские биографические и библиографические словари. М., 1955. 751 с.

Линдеманн Э. Э. Некоторые краткие сведения о флоре окрестностей Елисаветграда // Елисаветградский календарь за 1868 г. 1868. С. 29—33.

Липский В. И. Гербарий С.-Петербургского ботанического сада (1823—1908). Изд. 2-е, испр. и доп. Юрьев, 1908. 238 с.

Липшиц С. Ю. Русские ботаники. М., 1952. Т. 5. 617 с.

Маркевич А. И. Двадцатипятилетие Императорского Новороссийского университета. Одесса, 1890. 734 с.

Обзор деятельности Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей за первое 25-летие его существования 1868—1893. СПб., 1893. 228 с.

Рупрехт А. К. Материалы для истории Императорской Академии Наук по части ботаники // Зап. Петерб. Акад. наук. 1865. Т. 7. Приложение. 35 с.

Fleischer J. G., Lindemann Em. Flora des deutschen Ostseeprovinzen Esth.-, Liv.- und Kurland. Mitau u. Leipzig. 1839. Vol. 8, vi. 390 p.

Index herbariorum. Part III (3). Utrecht. 1972. 473 S.

Lindemann E. E. Siering, Erster Beitrag zur Flora von Kurland // Corresp.-Blatt des Naturfor. Ver. zu Riga, 1847a. T. 2. P. 5—7.

Lindemann E. E. Cryptogamologische Beitrage zur Flora der Ostseeprovinzen. I. *Equiseteae* Spc. // Corresp.-Blatt Naturfor. Ver. zu Riga, 1847b. T. 2. P. 27—34.

Lindemann E. E. Prodromus florarum Tschernigovianae, Mohelevianae, Minskianae, nec non Grodnevianae // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1850. N 4. P. 446—547.

Lindemann E. Zur Frage: warum die Wurzel in einer dem Stengel entgegengesetzten Richtung wachst // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1859. T. 23. N 3. P. 310—313.

Lindemann E. E. Index plantarum, quas in variis Rossiae provinciis hucusque invenit et observavit Eduardus a Lindemann // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1860. T. 24. N 3. P. 77—190.

Lindemann E. E. Kurze Nachrichten über den Bestand meines Herbariums // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1863. T. 27. N 1. P. 233—253.

Lindemann E. E. Nova revisio florae kurskianae // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1865a. T. 29. N 1. P. 172—206.

Lindemann E. E. Addenda ad novam revisionem florae kurskianae // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1865b. T. 29. N 2. P. 600—601.

Lindemann E. E. Ueber eine sehr verbreitete und bisher verkannte Erdbeerart *Fragaria neglecta* // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1865c. T. 29. N 3. P. 218—220.

Lindemann E. Nekrolog. Paul Horaninow // Flora oder allgemeinr bot. Zeitung. Neue Reiche, 1866. Jg. 24. H. 13. S. 205—207.

Lindemann E. E. Verzeichniss derjenigen Pflanzenarten, welche durch Abtretung der russischen amerikanischen Landbesitzungen gegenwarting aus der Flora rossica auszuscheiden sind // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1867a. T. 31. N 2. P. 559—561.

Lindemann E. E. Florula Elisabethgradensis // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1867b. T. 31. N 2. P. 448—544; N 4. P. 297—379.

Lindemann E. E. Supplementum ad florulam Elisabethgradensem // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1868. T. 32. N 1. P. 114—137.

Lindemann E. E. Kurzer Bericht über den gegenwartigen Bestand meines Herbariums // Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou. 1871. 6 p.

Lindemann E. E. Supplementum II ad florulam Elisabethgradensem // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1872a. T. 36. N 2. P. 265—334.

Lindemann E. E. Prodromus florae Chersonensis // Зап. Новорос. общ-ва естествоисп. 1872b. T. 1. Прилож. 1. Одесса, 1872b. lxii, 229, xxvi pp.

Lindemann E. E. Index plantarum usualium florae Chersonensis // Зап. Новорос. общ-ва естествоисп. 1872c. T. 1. Прилож. 2. Одесса, 1872. 8, 39 p.

Lindemann E. E. Zweiter Bericht über den Bestand meines Herbariums // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1872d. T. 36. N 2. P. 56—101.

Lindemann E. E. Supplementum III ad florulam Elisabethgradensem // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1875. T. 39. N 3. P. 62—109.

Lindemann E. E. Uebersicht der bischer in Bessarabien aufgefundenen Spermatophyten // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1880a. T. 44. N 1. P. 288—317.

Lindemann E. E. Zusatz zu den Spermatophyten Bessarabiens // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1880b. T. 44. N 2. P. 181—182.

Lindemann E. E. Flora Chersonensis // Зап. Новорос. общ-ва естествоисп. 1881. T. 4. Приложение. Одесса, 1881—1882. T. 1. lviii, 394, x pp.; T. 2. 330, lxvi, iii pp.

Lindemann E. E. Dritter Bericht über den Bestand meines Herbariums // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1884. T. 47. N 4. P. 265—308.

Lindemann E. E. Dritter Bericht über den Bestand meines Herbariums (Schluss) // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1885. T. 48. N 1. P. 42—43.

Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1231 p.

Stafleu F. A., *Cowan R. S.* Taxonomic literature. Utrecht, 1981. T. 3. 980 p.

SUMMARY

The results of examination of E. E. Lindemann's herbarium collection kept in the Herbarium of Department of Botany of St. Petersburg State University (LECB) are presented. Some biographical data of Lindemann are given. A detailed history of creation of his collection, its structure and modern condition are considered. The most part of the Lindemann's collection (about 200 000 specimens) is kept in LECB. The foundations of the collection was laid by his father, Emannuil Lindemann. Unique herbarium specimens collected by 844 collectors around the World and sent to Lindemann in exchange are kept there. Among the most interesting specimens there are ones collected by C. Bauhin, J. Breyn and A. Clegero (17th century), C. Thunberg, P. S. Pallas (18th century), C. Willdenow, F. A. Marschall von Bieberstein, C. Steven, E. Boissier, J. D. Hooker and others (19th century). By now, about 150 authentic specimens have been revealed from the collection, but their true number is supposed to be considerably higher.

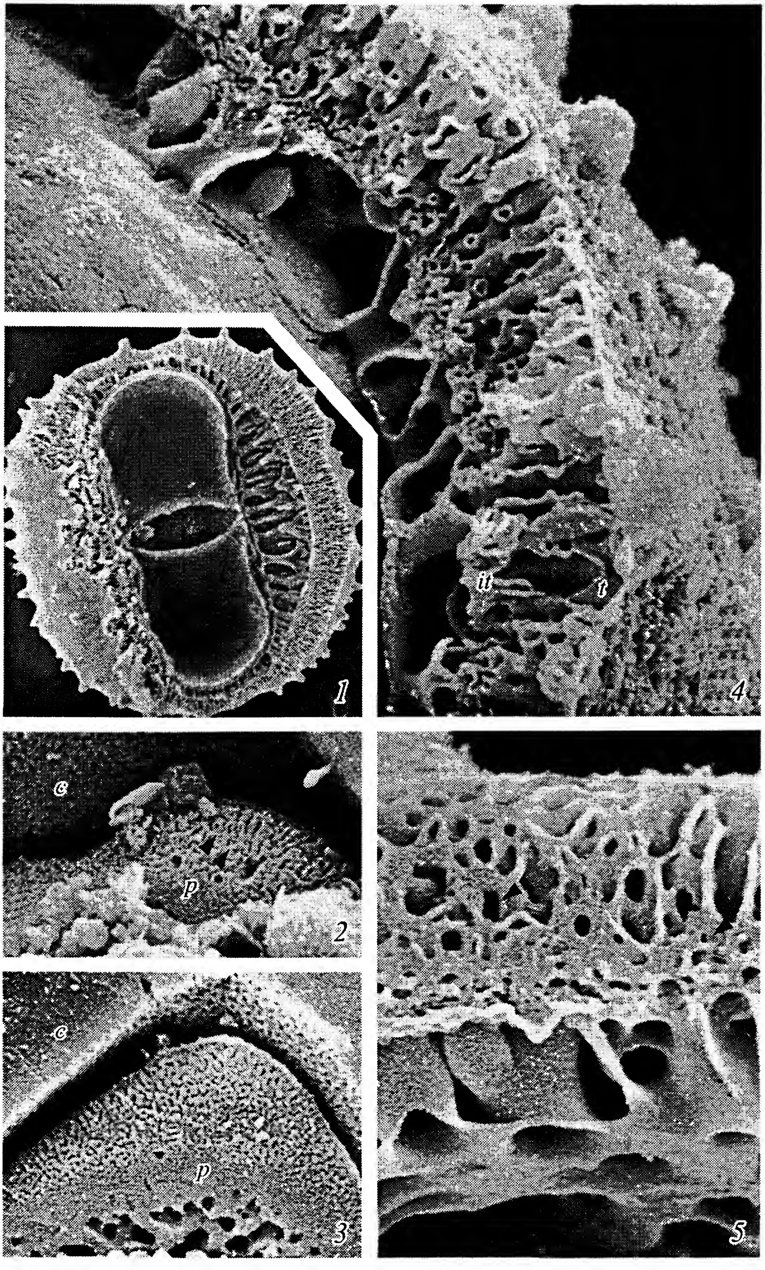


Таблица I. Субструктура экзины *Echinops sphaerocephala*, выявленная в сканирующем микроскопе и отражающая представления Blackmore (1990, с изменениями) о модели субструктуры экзины.

В результате воздействия на экзину перманганата калия образуется лабиринтоподобная система полых пространств, созданная так называемым ограничивающим слоем. t — тектум, it — инфратектум, c — каллоза.

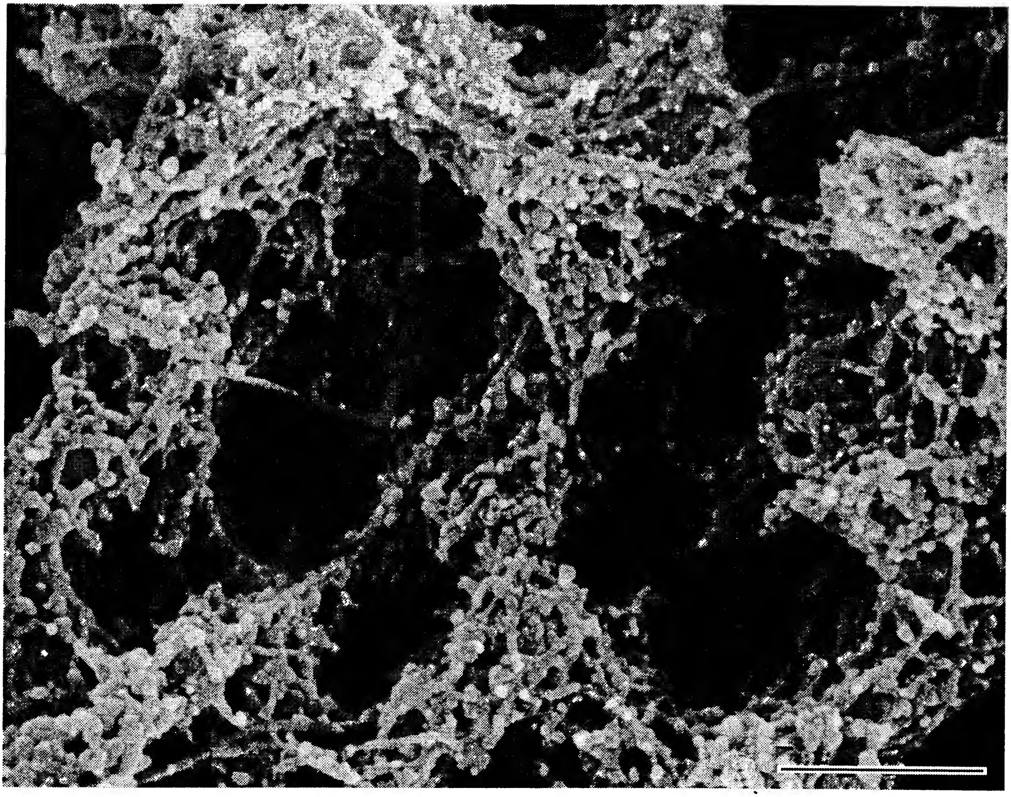


Таблица II. Субструктура экзины *Caesalpinia japonica*, выявленная в результате замораживания—скалывания, рассмотренная в сканирующем микроскопе и отражающая представления Takahashi (1993) о модели субструктуры экзины.

Видна сложная система нитей с насаженными на них гранулами.

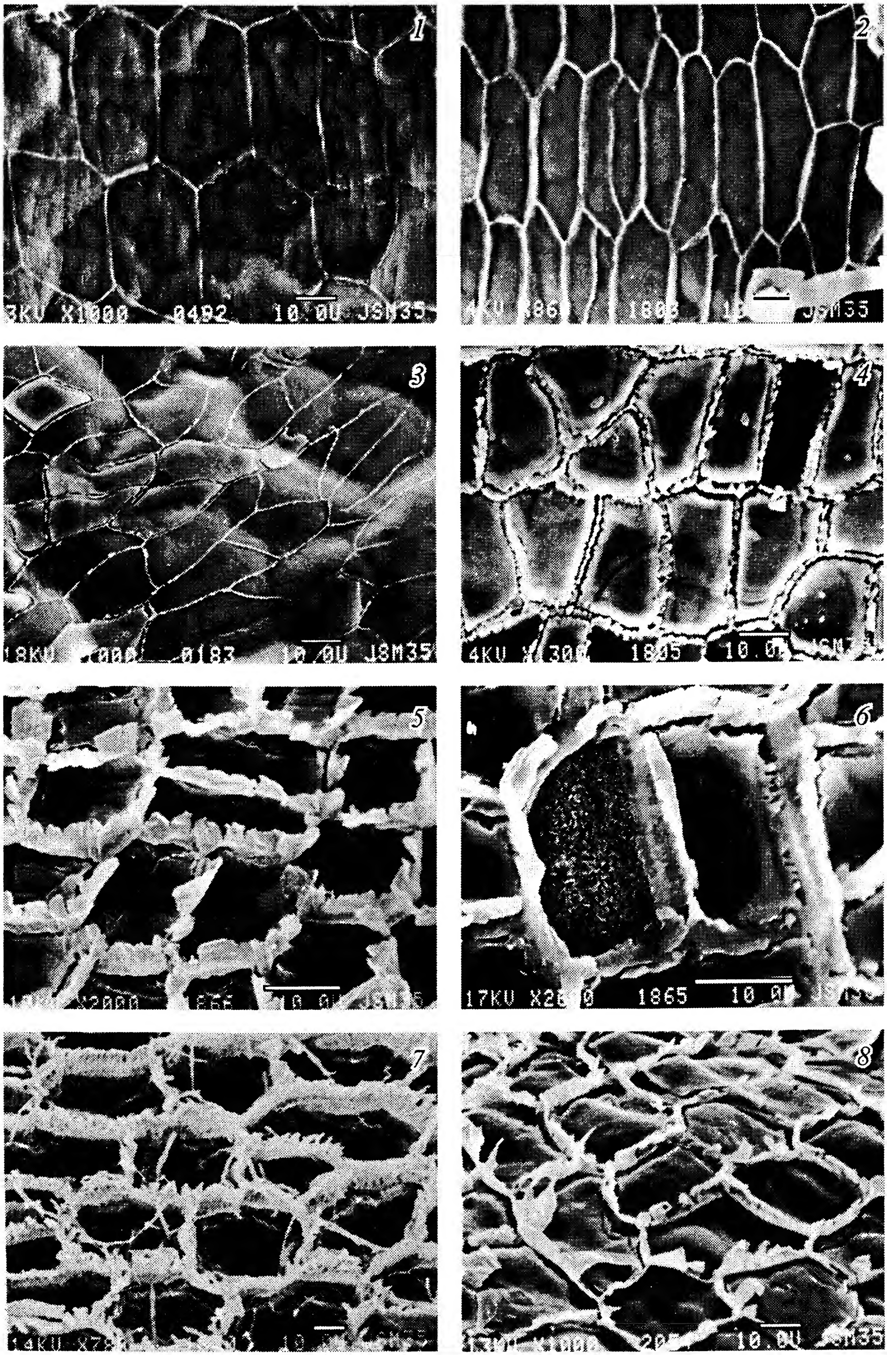
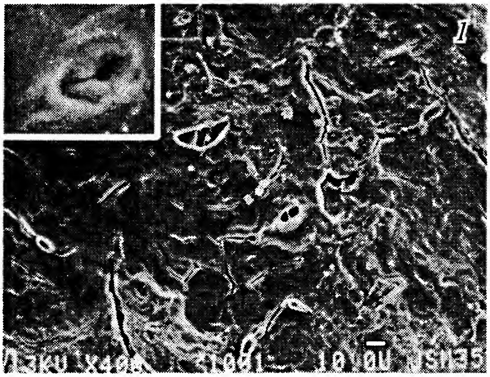
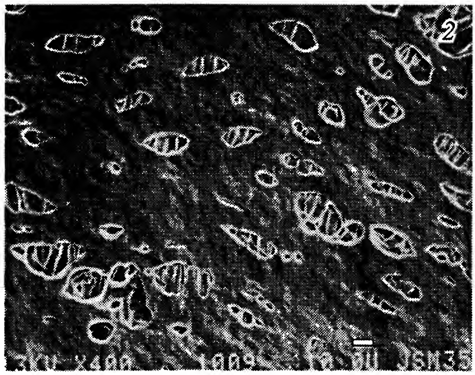


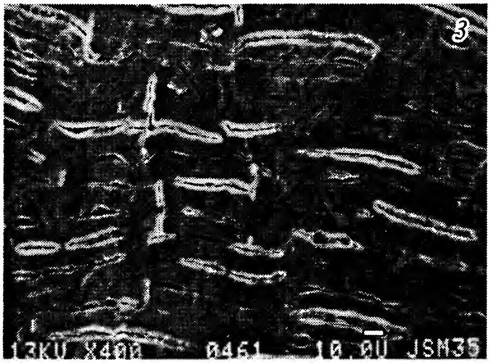
Таблица I. Строение эндотегмена у представителей порядков *Urticales (Urticaceae)*, *Malvales* и *Rhamnales*.

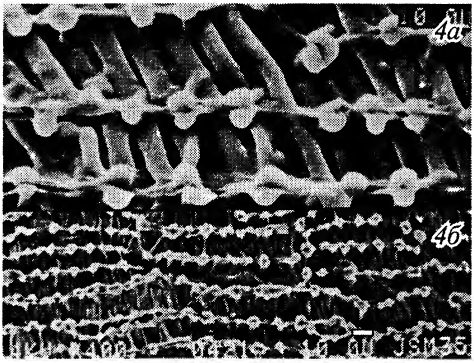
1 — *Laportea interrupta*, *2* — *Australina pusilla* subsp. *pusilla*, *3* — *Parietaria judaica*, *4* — *Pilea hamaoi*; *5*, *6* — *Phenax sonnerattii*, *7* — *Triumfetta bartramia (Tiliaceae)*, *8* — *Rhamnus alaternus* (*Rhamnaceae*). Масштабная линейка — 10 мкм.

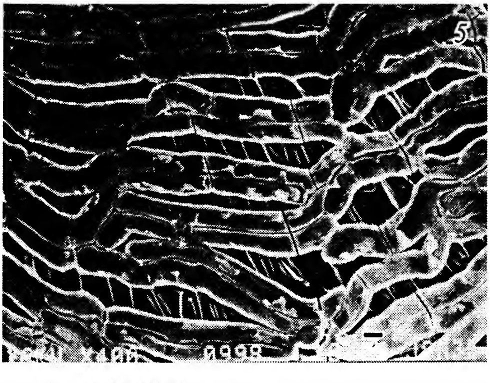
К с. 21

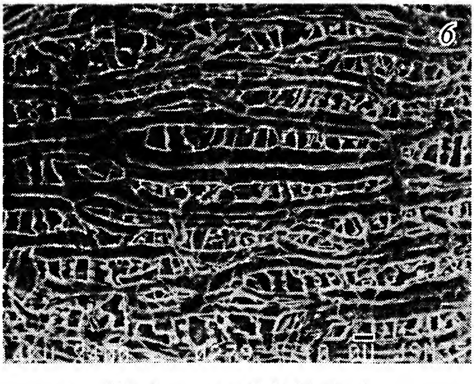

1
13KV X400 3101 10.0U JSM35

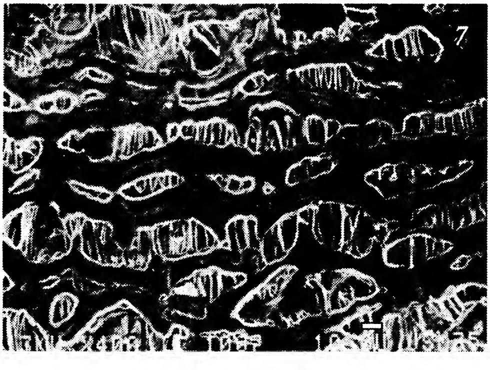

2
13KV X400 1009 10.0U JSM35

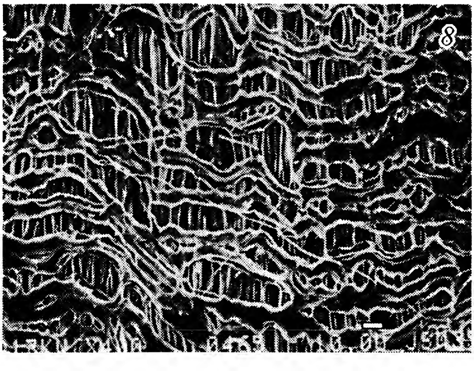

3
13KV X400 0461 10.0U JSM35

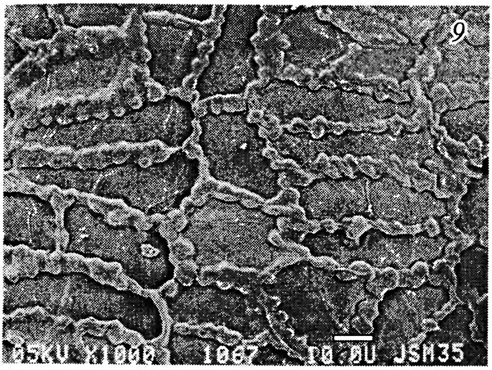

4а
4б
10.0U
X400 JSM35

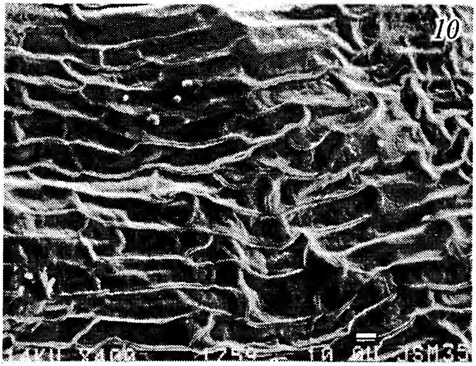

5
X400 0998

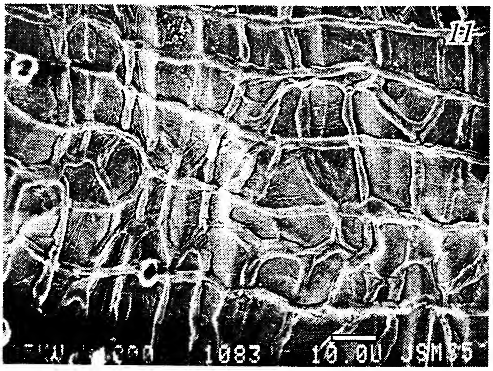

6
X400 10.0U JSM35

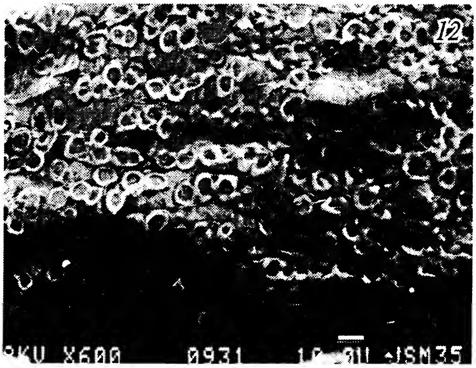

7
13KV X400 10.0U JSM35

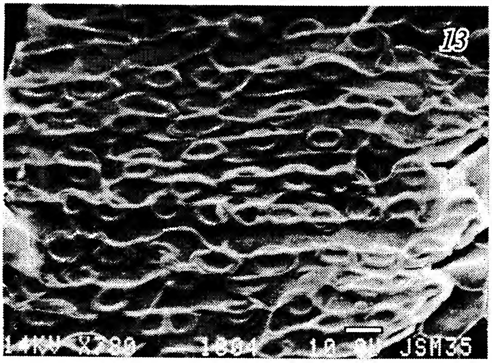

8
JSM35

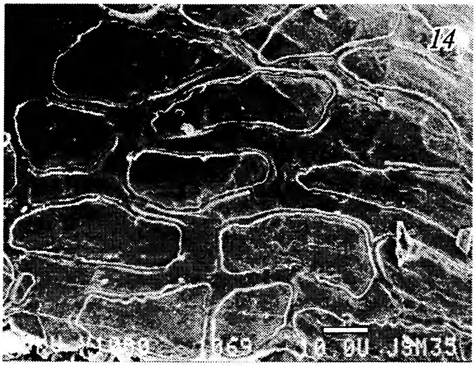

9
05KV X1000 1067 10.0U JSM35

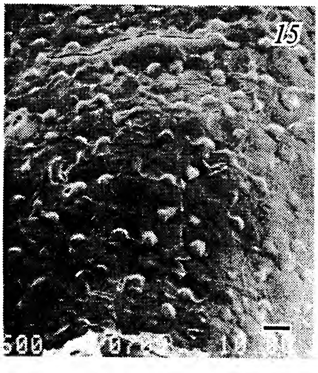

10
10.0U JSM35

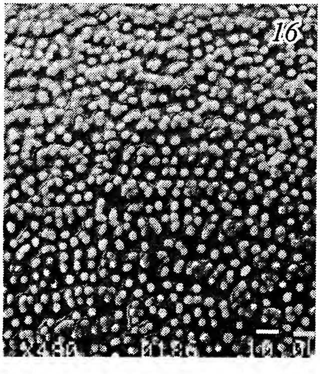

11
1083 10.0U JSM35

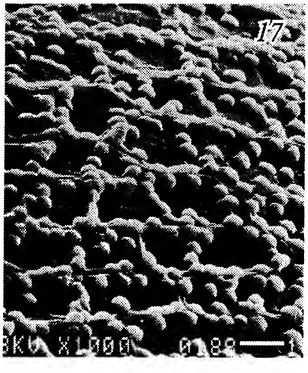

12
8KV X600 0931 JSM35


13
14KV 10.0U JSM35


14
10.0U JSM35


15
500


16
0186


17
KV X1000 0188

К с. 21

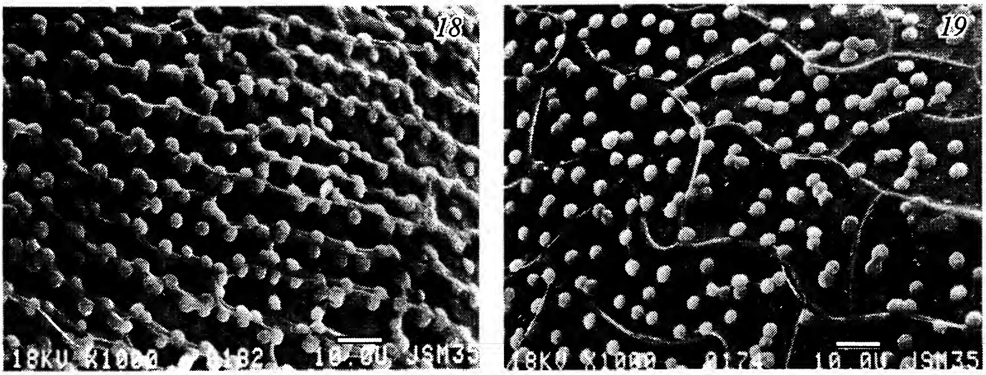


Таблица II. Варианты ультраскульптуры семенной кожуры в сем. *Urticaceae*.

1 — ультраскульптура не выражена (*Dendrocnide stimulans*), *2* — рассеянно-перфорированная (*D. vitiensis*), *3* — прерывисто-струйчатая (*Laportea canadensis*), *4* — узелково-мелкоребристая (*Girardinia diversifolia*, *а*, *б* — разные увеличения); *5*, *6* — сетчато-струйчатая (*Dendrocnide oblanceolata* (*5*), *Pouzolzia nudiflora* (*6*)); *7*, *8* — кружевная [*Dendrocnide peltata* var. *peltata* (7) и *Laportea bulbifera* (8)]; *9* — сетчатая (*Boehmeria pavonii*), *10* — струйчато-сетчатая (*Pilea fontana*), *11* — дважды-сетчатая (*Pouzolzia sanguinea* subsp., *sanguinea* var. *cinerascens*), *12* — кольчатая (*Forsskaolea angustifolia*), *13* — сетчато-кольчатая (*Australina pusilla*), *14* — овально-кольчатая (*Boehmeria ramiflora*), *15* — узелковая (*Pipturus arborescens*), *16* — зернистая (*Parietaria judaica*), *17* — зернисто-сетчатая (*P. cretica*), *18* — зернисто-струйчато-сетчатая (*P. judaica*), *19* — зернисто-неправильно-сетчатая (*P. alsinifolia*). Масштабная линейка — 10 мкм.

К с. 34

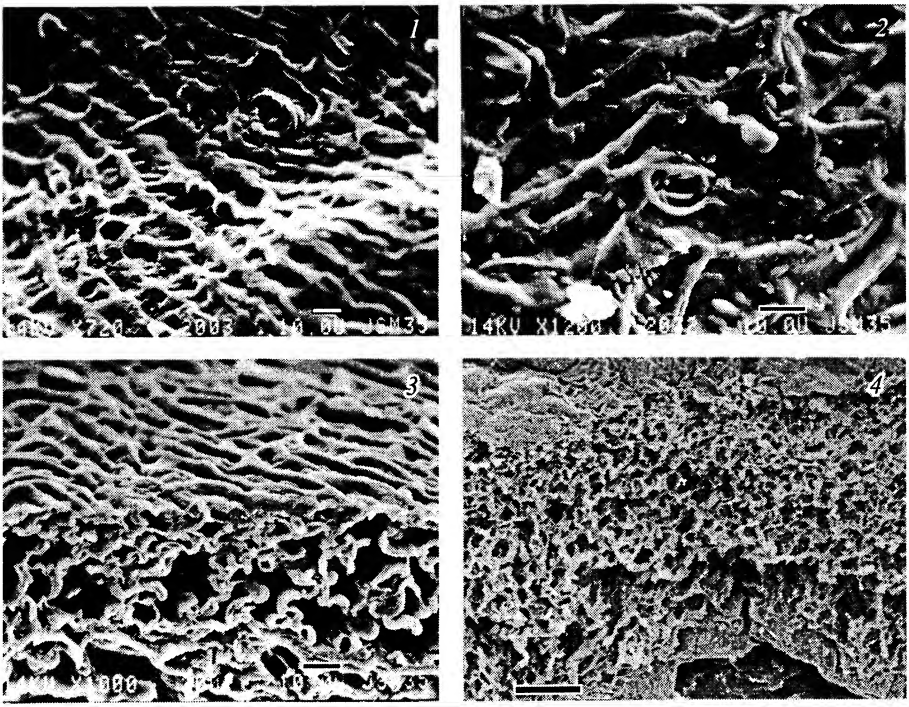


Таблица III. Ультраскульптура поверхности и внутреннее строение семенной кожуры у представителей семейств *Cecropiaceae* и *Moraceae*.

1 — *Maclura cochinchinensis*, поверхность семени; *1* — *Morus nigra*, поверхность семени; *3* — *Maclura tricuspidata*, аэренхима семенной кожуры; *4* — *Pourouma bicolor* subsp. *bicolor*, аэренхима семенной кожуры. Масштабная линейка — 10 мкм.

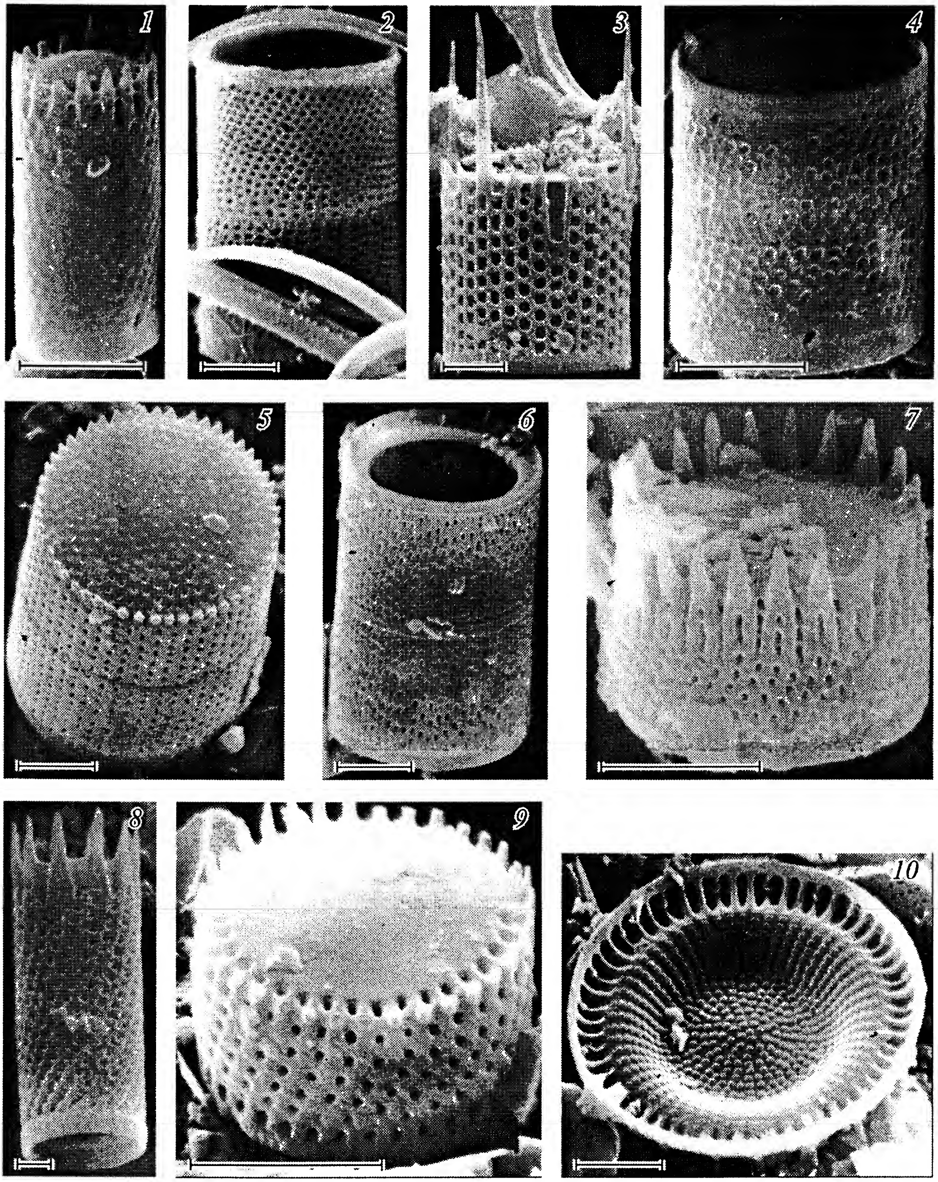


Таблица I. Электронные микрофотографии створок диатомовых водорослей.

1, 2 — *Aulacosira ambigua*; *3, 4* — *A. granulata*; *5, 6* — *A. islandica*; *7, 8* — *A. subarctica*; *9* — *A.* cf. *tethera*; *10* — *Cyclostephanos dubius*. *1—9* — внешняя поверхность створок, *10* — внутренняя поверхность створки. *1, 3—10* — Сестрорецкий Разлив; *2* — оз. Нижнее Суздальское. *1—10* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—7, 9, 10* — 5 мкм; *8* — 1 мкм.

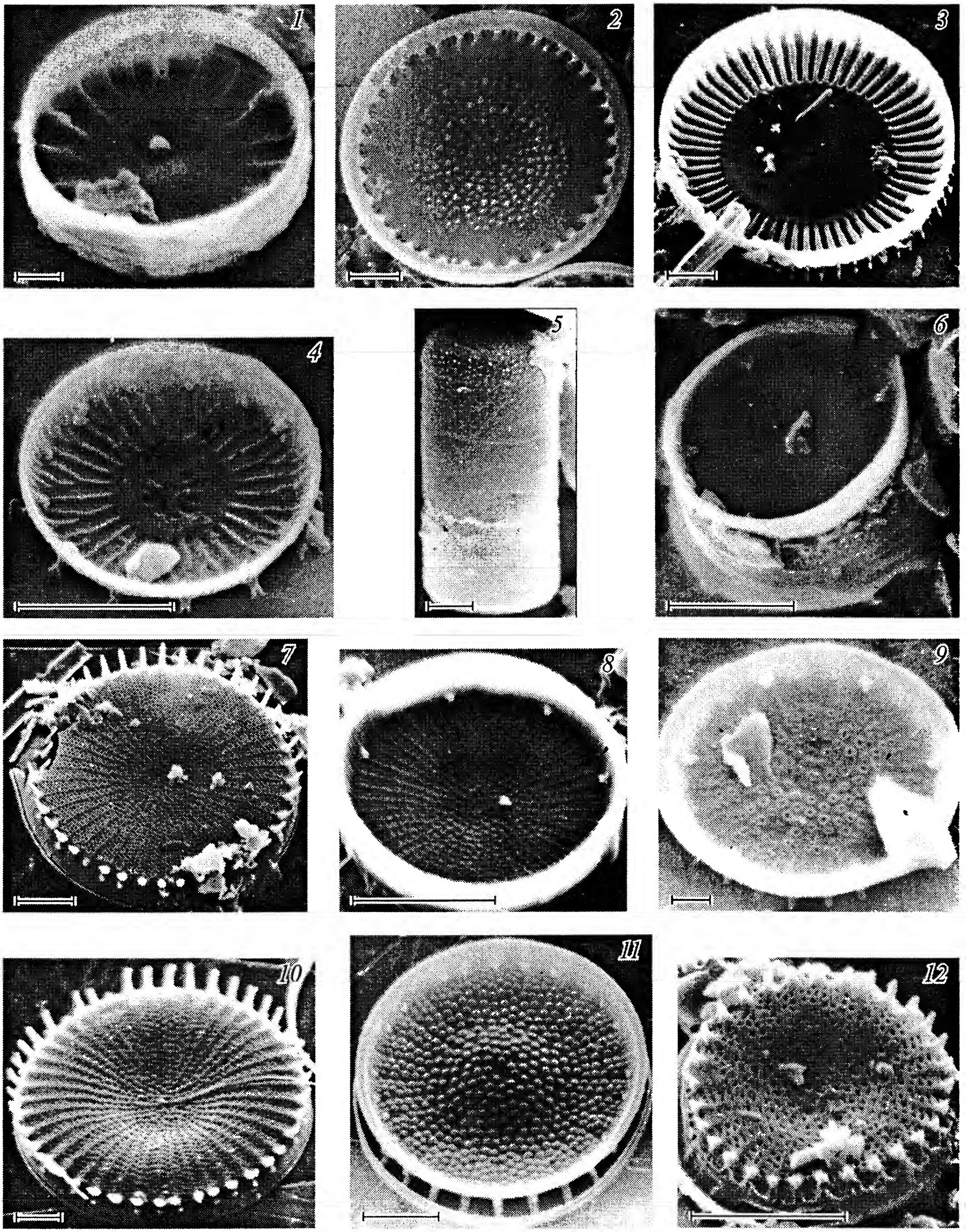


Таблица II. Электронные микрофотографии створок диатомовых водорослей.

1 — *Cyclotella atomus*; *2* — *C. bodanica*; *3* — *C. meneghiniana*; *4* — *C. pseudostelligera*; *5* — *Melosira varians*; *6* — *Stephanodiscus* cf. *volgensis*; *7* — *S. hantzschii*; *8* — *S. invisitatus*; *9* — *S. minutulus*; *10*, *11* — *S. subtranssylvanicus*; *12* — *S. triporus*. *1*, *4*—*8*, *12* — Сестрорецкий Разлив; *2*, *3*, *9* — оз. Верхнее Суздальское; *10*, *11* — оз. Нижнее Суздальское. *1*—*4*, *6*, *8*, *9*, *11* — внутренняя поверхность створок; *5*, *7*, *10*, *12* — внешняя поверхность створок. *1*—*12* — СЭМ. Масштабная линейка: *1*, *9* — 1 мкм; *2*—*8*, *10*—*12* — 5 мкм.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 11)

Стр.

ВОДОРОСЛИ — ALGAE

Actinostephanos podolicus (Missuna) Kozyr. **comb. nov.** 127

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Papaver nudicaule subsp. commune Turcz. **var. riparia** Petrovsky **var. nov.** 116
Arabis tilingii (Regel) Berkutenko **comb. nov.** 133

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2003. VOL. 88. N 11) Page

Gabarayeva N. I. The development of exine. I. Models of the exine substructure 1
Kravtsova T. I. Seed coat structure in the *Urticaceae* and relations of the *Urticales* 11

COMMUNICATIONS 42

Trifonova I. S., Genkal S. I., Pavlova O. A. Composition and successions of diatoms (*Bacillariophyta*) in plankton of urban waterbodies of St. Petersburg 42
Desnitski A. G. Peculiarities of the geographical distribution of coenobial volvocine algae (*Volvocaceae*, *Chlorophyta*) 52
Malysheva N. V. Epiphytic lichens on cultivated fruit trees and shrubs in the North-Western Russia 61
Ikonnikov S. S. The peculiarities of plant communities of snow-line of Pamir (circus of Zor-Chechekty) 67
Sokolova I. G. Trees and shrubs of Pskov town 79
Olonova M. V. Morphological and anatomical characters of Siberian species of the genus *Poa* (Poaceae) 86
Larionova N. P., Ermakova I. M. Dynamics of the root phytomass in meadow grass agrocoenoses on the drained peat soil in the southern Karelia 96
Plisko M. A. Fruit and seed structure of two species of the genus *Cyphia* (*Cyphiaceae*) ... 107
Zhukova P. G., Kotseruba V. V., Petrovsky V. V. Caryological and taxonomical studies of the genus *Papaver* (*Papaveraceae*) in the northern Yakutia 113
Vevle O. Phytocoenotic habitat classification in Red Lists, Nordhagen's recommendation and Ellenberg's socio-ecological values 118

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 125

Kozyrenko T. F. Morphology and taxonomy of *Actinocyclus podolicus* (*Bacillariophyta*) from miocene sediments of Pontic-Caspian Region 125
Berkutenko A. N. On the genus *Borodinia* (*Cruciferae*) 129

COLLECTIONS 135

Bubyreva V. A., Byalt V. V., Orlova L. V. Eduard Lindemann and his collection in the Herbarium of Botanical Department of St. Petersburg State University (LECB) 135
Index of new plant names 144

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2003. Т. 88. № 11) Стр.

Габараева Н. И. Развитие экзины. I. Модели субструктуры экзины 1
Кравцова Т. И. Строение семенной кожуры в семействе *Urticaceae* и родственные связи порядка *Urticales* 11
СООБЩЕНИЯ 42
Трифонова И. С., Генкал С. И., Павлова О. А. Состав и сукцессии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) в планктоне городских водоемов Санкт-Петербурга . . 42
Десницкий А. Г. Особенности географического распространения ценобиальных вольвоксовых (*Volvocaceae*, *Chlorophyta*) 52
Малышева Н. В. Лишайники — эпифиты культурных плодовых деревьев и кустарников Северо-Запада России 61
Иконников С. С. Особенности приснежной растительности Памира (цирк Зор-Чечекты) 67
Соколова И. Г. Деревья и кустарники города Пскова 79
Олонова М. В. Морфолого-анатомические признаки сибирских видов рода *Poa* (*Poaceae*) 86
Ларионова Н. П., Ермакова И. М. Динамика подземной фитомассы луговых злаковых агроценозов на осушенной торфяной почве в Южной Карелии 96
Плиско М. А. Строение плода и семени у двух видов рода *Cyphia* (*Cyphiaceae*) 107
Жукова П. Г., Коцеруба В. В., Петровский В. В. Кариологическое и таксономическое изучение видов рода *Papaver* (*Papaveraceae*) Северной Якутии 113
Вевле О. Фитоценотическая классификация местообитаний растений Красных списков, рекомендации Нордхагена и социо-экологические коды Элленберга 118
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 125
Козыренко Т. Ф. Морфология и таксономия *Actinocyclus podolicus* (*Bacillariophyta*) из миоценовых отложений Черноморско-Каспийской области 125
Беркутенко А. Н. О роде *Borodinia* (*Cruciferae*) 129
КОЛЛЕКЦИИ 135
Бубырева В. А., Бялт В. В., Орлова Л. В. Эдуард Эммануилович Линдеманн и его коллекция в Гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского университета (LECB) 135
Указатель новых названий растений 144

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 11, 1—144.